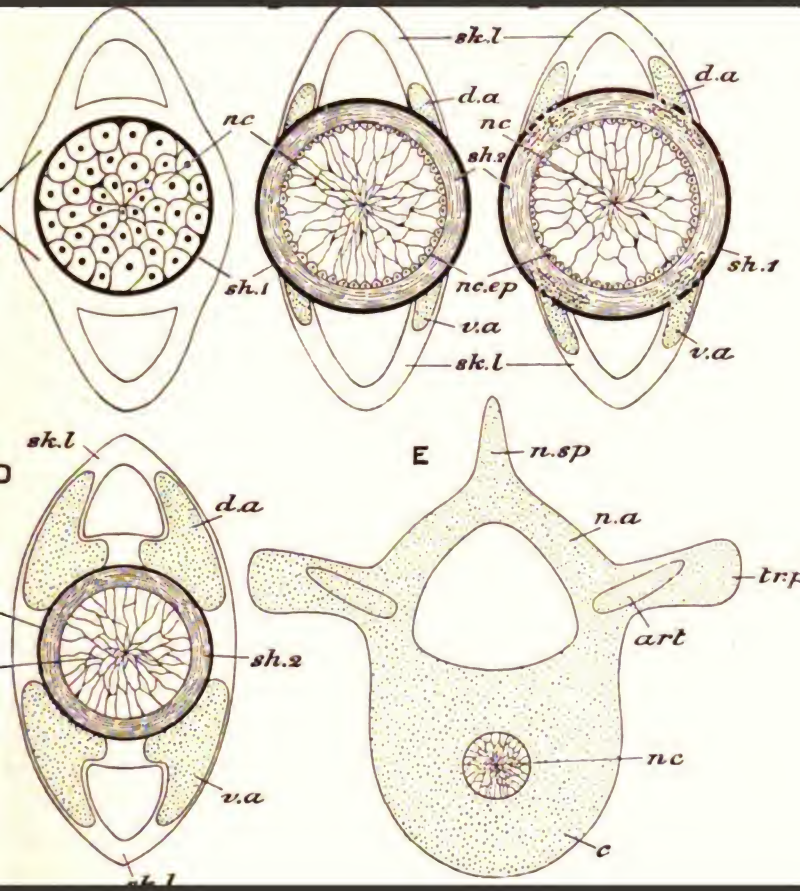


Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere

Robert Wiedersheim

Digitized by Google

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF CALIFORNIA.

Class

BIOLOGY
LIBRARY
G

Digitized by Google

VERGLEICHENDE
ANATOMIE DER WIRBELTIERE.

Digitized by Google

VERGLEICHENDE ANATOMIE

DER

WIRBELTIERE.

FÜR STUDIERENDE BEARBEITET

VON

DR. ROBERT WIEDERSHEIM,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE, DIREKTOR DES ANATOMISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT FREIBURG I. B.

SECHSTE, VIELFACH UMGEARBEITETE UND STARK VERMEHRTE AUFLAGE DES „GRUNDRISS DER VERGL. ANATOMIE DER WIRBELTIERE".

MIT 1 LITHOGRAPHISCHEN TAFEL UND 416 TEXTABBILDUNGEN IN 814 EINZELDARSTELLUNGEN.

JENA.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1906.

Digitized by Google

BIOLOGY
LIBRARY

Alle Rechte vorbehalten.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Digitized by Google

Vorrede.

Nur wenige Jahre sind vergangen, und schon sehe ich mich wieder veranlasst, dieses Buch in neuer Auflage erscheinen zu lassen. Dass ich bei der Ausarbeitung den seit 1902 angesammelten Resultaten wissenschaftlicher Forschung Rechnung getragen und nicht nur vielfache Änderungen, sondern auch da und dort gänzliche Umarbeitungen vorgenommen habe, brauche ich wohl nicht erst zu betonen. Sie erstrecken sich, um nur das Wesentlichste hervorzuheben, auf die Einleitung in das Kopfskelett, die Morphologie des Säugetierschädels, den N. sympathicus, den Kehlkopf, die Lunge und die Schwimmblase, das Arteriensystem, die Vor-, Ur- und Nachniere, den Urogenitalapparat des Amphioxus, der Myxinoiden, der Dipnoër und Monotremen, den Descensus testiculorum, die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säuger und die Nebennieren.

Hand in Hand mit der beträchtlichen Vermehrung des Stoffes ging auch eine solche der Abbildungen und des Literaturverzeichnisses, in welches ca. 600 neue Nummern eingefügt wurden. Wenn auch hierdurch ein grösserer Umfang des Buches nicht vermieden werden konnte, so glaube ich doch im Interesse seiner praktischen Verwertbarkeit den richtigen Weg eingeschlagen zu haben. Umsomehr aber legt sich mir jetzt wieder der Gedanke nahe, den schon in der Vorrede zur fünften Auflage geäusserten Plan, ein kleineres, für Anfänger bestimmtes Buch herauszugeben, zur Ausführung zu bringen, und ich hoffe bald dazu in der Lage zu sein.

Meinem hochverehrten Verleger, Herrn Dr. Gustav Fischer, habe ich auch diesmal wieder für die unermüdliche Förderung des Werkes von Herzen zu danken und ebenso möchte ich nicht unterlassen, auch der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg Dank und wärmste Anerkennung auszusprechen.

Schachen a. Bodensee im September 1905.

Der Verfasser.

Digitized by Google

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Verzeichnis und Erklärung der im Texte figurierenden Tiernamen . . . . XII—XIX

Einleitung.

I. Über das Wesen und die Bedeutung der vergleichenden Anatomie 1
II. Entwickelung und Bauplan des Wirbeltierkörpers 2

Spezieller Teil.

A. Integument 14
" der Fische und Dipnoër 14
" " Amphibien 17
" " Reptilien 20
" " Vögel 22
" " Säuger 26
Rückblick 37

B. Skelett 39
I. Hautskelett 39
Allgemeines 39
Fische und Dipnoër 41
Amphibien, Reptilien und Säuger 42
Rückblick 46
II. Inneres Skelett 47
1. Wirbelsäule (Columna vertebralis) (Allgemeines) 48
" der Fische und Dipnoër 50
" " Amphibien 54
" " Reptilien 58
" " Vögel 60
" " Säuger 62
Rückblick 65
2. Rippen (Costae) 67
" der Fische und Dipnoër 67
" " Amphibien 69
" " Reptilien 72
" " Vögel 73
" " Säuger 74
3. Sternum 75
4. Episternum 78
Rückblick 80
5. Der Schädel (Allgemeines) 81
a) Hirnschädel (Cranium cerebrale) 85
b) Das Viszeralskelett (Cranium viscerale) 88
Topographie der Deckknochen am Knorpelschädel 91
Topographie der Ersatzknochen 92

Digitized by Google

Seite
Schädel der Fische . . . 93
„ „ Dipnoi . . . 103
„ „ Amphibien . . . 106
„ „ Reptilien . . . 117
„ „ Vögel . . . 127
„ „ Säuger . . . 130
Rückblick . . . 145
6. Gliedmassen . . . 148
a) Unpaare Gliedmassen . . . 148
b) Paarige Gliedmassen . . . 149
7. Schultergürtel . . . 152
„ der Fische und Dipnoer . . . 152
„ „ Amphibien . . . 154
„ „ Reptilien . . . 155
„ „ Vögel . . . 158
„ „ Säuger . . . 159
8. Beckengürtel . . . 160
„ der Fische . . . 160
„ „ Dipnoi . . . 161
„ „ Amphibien . . . 162
„ „ Reptilien . . . 165
„ „ Vögel . . . 170
„ „ Säuger . . . 170
9. Freie Gliedmassen . . . 173
„ „ der Fische . . . 173
„ „ „ Dipnoi . . . 175
„ „ „ Ganoiden . . . 177
„ „ „ Teleostier . . . 178
Allgemeine Betrachtungen über die Gliedmassen der höheren Wirbeltiere . . . 179
Freie Gliedmassen der Amphibien . . . 180
„ „ „ Reptilien . . . 182
„ „ „ Vögel . . . 186
„ „ „ Säuger . . . 189
Rückblick . . . 194
C. Myologie . . . 196
Hautmuskeln (Mimische Muskeln) . . . 198
Parietale Muskeln . . . 202
a) Rumpfmuskeln . . . 202
„ der Fische . . . 202
„ „ Amphibien . . . 203
„ „ Reptilien . . . 205
„ „ Vögel . . . 206
„ „ Säuger . . . 207
b) Diaphragma . . . 209
c) Muskeln der Gliedmassen . . . 210
d) Die Augenmuskeln . . . 212
Viszerale Muskeln . . . 212
„ „ der Fische . . . 112
„ „ „ Amphibien . . . 214
„ „ „ Amnioten . . . 215
Rückblick . . . 216
D. Elektrische Organe . . . 216
E. Nervensystem . . . 220
I. Das centrale Nervensystem . . . 221
Hirn- und Rückenmarkshäute . . . 222
1. Das Rückenmark (Medulla spinalis) . . . 227
2. Das Gehirn (Cerebrum). Allgemeine Übersicht . . . 230

Digitized by Google

Seite

Das Gehirn der Fische 239
„ „ „ Amphioxus 239
„ „ „ Cyklostomen 240
„ „ „ Selachier 245
„ „ „ Ganoiden 247
„ „ „ Teleostier 248
„ „ „ Dipnoi 252
„ „ „ Amphibien 253
„ „ „ Reptilien 255
„ „ „ Vögel 261
„ „ „ Säuger 263

II. Peripheres Nervensystem (Allgemeines) 271

1. Rückenmarksnerven 274

2. Gehirnnerven (Allgemeines) 276
Augenmuskelnerven 282
Nervus trigeminus 283
Nervus facialis 285
Nervus accustieus 289
Vagusgruppe 289
Accessorius (Willisii) 291
Spino-occipitale Nerven und Nervus hypoglossus 292

Sympathikus 294

Rückblick 296

III. Sinnesorgane (Allgemeines) 299

Hautsinn 300
1. Stäbchenförmige Organe bei Fischen, Dipnoërn und Amphibien 300
a) Nervenhügel 300
„ der Fische und Amphibien 300
b) Endknospen und Geschmacksorgane 304
c) Tastzellen und Tastkörperchen 306
d) Kolbenkörperchen 309

Geruchsorgan (Allgemeines) 310
„ der Fische 312
„ „ Dipnoër 316
„ „ Amphibien 316
„ „ Reptilien 319
„ „ Vögel 321
„ „ Säuger 321
Organon vomero-nasale (Jakobson'sches Organ) 329
Der Spritzapparat der Gymnophionen 229

Sehorgan (Allgemeines) 332
„ der Fische und Dipnoër 338
„ „ Amphibien 344
„ „ Reptilien und Vögel 345
„ „ Säuger 348
Retina 349
Hilfsorgane des Auges 351
a) Augenmuskeln 351
b) Augenlider 353
c) Drüsen 354

Gehörorgan (Allgemeines) 354
„ der Fische und Dipnoër 363
„ „ Amphibien 365
„ „ Reptilien und Vögel 367
„ „ Säuger 371
Knöchernes Labyrinth und die Schnecke der Säugetiere 374
Histologie der Säugetierschnecke 375
Äusseres Ohr 375

Rückblick 378

Digitized by Google

Seite

F. Organe der Ernährung 383
Der Darmkanal und seine Anhänge 383
Mundhöhle 388
Zähne (Allgemeines) 389
„ der Fische, Dipnoër und Amphibien 391
„ „ Reptilien und Vögel 394
„ „ Säuger 397
Mundhöhlendrüsen 404
„ der Amphibien 405
„ „ Reptilien 405
„ „ Vögel 407
„ „ Säuger 408
Zunge 408
„ der Fische und Dipnoër 408
„ „ Amphibien und Reptilien 409
„ „ Vögel 410
„ „ Säuger 412
Glandula thyreoidea 413
Glandula thymus 415
Speiseröhre, Magen und Darmkanal 417
„ der Fische, Dipnoi, Amphibien 417
„ „ Reptilien 422
„ „ Vögel 423
„ „ Säuger 424
Histologie der Darmschleimhaut 429
Anhangsorgane des Darmkanals 432
Leber 432
Bauchspeicheldrüse (Pankreas) 435
Rückblick 438

G. Atmungsorgane 442
I. Kiemen 443
„ der Fische 444
„ „ Dipnoër 450
„ „ Amphibien 451
II. Schwimmblase und Lungen 455
1. Die Schwimmblase 455
2. Die Lungen 457
Luftwege und Kehlkopf 460
„ „ „ der Fische 461
„ „ „ „ Dipnoer 465
„ „ „ „ Amphibien 466
„ „ „ „ Reptilien 470
„ „ „ „ Vögel 472
„ „ „ „ Säuger 476
Die Lungen im engeren Sinne 482
„ „ der Dipnoër 482
„ „ „ Amphibien 482
„ „ „ Reptilien 486
Lungen und Luftsäcke der Vögel 492
„ „ „ „ Säuger 496
Peritoneum und Pleura 500
Pori abdominales 501
Rückblick 504

H. Organe des Kreislaufs (Gefässsystem) (Allgemeines) 507
Das Herz und seine Gefässe 516
„ „ der Fische 516
„ „ „ Dipnoi 518
„ „ „ Amphibien 520
„ „ „ Reptilien 525
„ „ „ Vögel und Säuger 529

Digitized by Google

Seite
Arteriensystem 533
Venensystem 540
„ der Fische 540
„ „ Dipnoi 544
„ „ Amphibien 545
„ „ Amnioten 548
Wundernetze 552
Lymphgefässsystem 553
Beziehungen zwischen Mutter und Frucht in der gesamten Wirbeltierreiche 559
I. Anamnia 559
1. Selachier und Dipnoër 559
2. Teleostier 560
3. Amphibien 561
II. Amnioten 561
1. Reptilien 562
2. Säuger 563
Rückblick 567

I. Organe des Harn- und Geschlechtssystems 571

Entwickelungsgeschichte 571
Pronephros 572
Mesonephros 574
Metanephros 576
Die männlichen und weiblichen Geschlechtsgänge 578
Geschlechtsdrüsen 579
Eierstock 580
Hoden 581
Harnorgane 582
„ der Fische 582
„ „ Dipnoër 588
„ „ Amphibien 589
„ „ Reptilien und Vögel 593
„ „ Säuger 596
Geschlechtsorgane 597
„ der Fische 597
„ „ Dipnoër 603
„ „ Amphibien 608
„ „ Reptilien und Vögel 612
„ „ Säuger 615
Begattungsorgane 627
„ der Fische 627
„ „ Amphibien 629
„ „ Reptilien 631
„ „ Vögel 632
„ „ Säuger 633
Nebenniere 645
Rückblick 653

Anhang.

Literaturverzeichnis 657
Sachregister 795

Digitized by Google

Verzeichnis und Erklärung der im Texte figurierenden Tiernamen.

Acanthias, eine zu den Spinacidae gehörige Haifischgattung.

Acanthodes, fossiler Seitenzweig der Haifische (Permformation).

Acanthopteri, die eine der beiden grossen Abteilungen der Knochenfische (Hartflosser).

Acerina, Kaulbarsch.

Acipenseriden, Störe (Knorpelganoiden).

Acrobata, Kletterbeutler.

Aëtosaurus, fossile Panzerechse aus dem Keupersandstein von Württemberg.

Agamen, Eidechsen der wärmeren Zone (Crassilinguia).

Aglossa, zungenlose Batrachier (in heissen Gegenden, besonders der neuen Welt).

Ailuridae, Katzenbären.

Alytes obstetricans, Geburtshelferkröte (Fessler).

Amblystoma, amerikanische Molchfamilie.

Amia, Knochenganoid.

Ammocoetes, Larve des Neunauges (Petromyzon).

Ammodytes, Sandaal.

Amphioxus, Lanzettfisch (Repräsentant der Acrania).

Amphisbänen, Familie der Doppelschleicheu, zu der Unterordnung der Ringelechsen (Annulata) gehörig.

Amphiuma, eine Familie der Derotremen (s. diese).

Anableps, ein zur Familie der Schmerlen gehöriger Knochenfisch (Guiana).

Anas, Ente.

Anchitherium, fossile Form der Equiden (Miocän).

Anguis (fragilis), Schleiche (fusslose Echse, Blindschleiche).

Anolis, Eidechsenart aus der Gruppe der Iguanidae (Westindien, Südamerika).

Anthracosaurus raniceps, ein fossiler, der Kohlenperiode angehöriger Lurch.

Anthropoiden s. **Anthropomorphen**, menschenähnliche Affen (Orang, Gorilla, Chimpanse, Hylobates).

Anuren, ungeschwänzte Amphibien (Frösche, Kröten etc.).

Apoda oder **Amphibia apoda**, fusslose Amphibien. Vergl. Gymnophionen.

Apteryx, Kiwi, Zwergstrauss.

Archaeopteryx, fossile Mittelform zwischen Echse und Vogel, aus dem Jura von Solenhofen.

Archegosaurus, fossile Amphibienform von krokodilartiger Gestalt (Permformation).

Arctomys (marmotta), Murmeltier.

Ardea, Reiher.

Argentinus, ein zu den Salmoniden gehöriger Knochenfisch.

Arius, eine Gattung der Welse.

Artiodactyla, Paarhufer.

Arvicola, Wühlmaus (Nager).

Asculaboten, Haftzeher, Geckonen. Eidechsen der wärmeren und heissen Zone (Crassilinguia).

Ascaris megalocephala, der Pferdespulwurm.

Digitized by Google

Ascidien, Seescheiden. Gehören zu den Wirbellosen und sind einzeln lebende oder zu Kolonien verbundene, sackförmige, meist festsitzende Manteltiere mit gitterförmig durchbrochenem Kiemensacke. Die Larven besitzen einen Ruderschwanz.

Ateles eine zu den Westaffen (Platyrrhinen) gehöriger Klammeraffe.

Axolotl, Larve eines Molches, welche als solche die Geschlechtsreife erreicht (Mexico).

Balistes, Hornfisch aus der Gruppe der Plectognathi (Sclerodermi).

Batrachoseps, eine amerikanische, zur Gattung Spelerpes gehörige Salamanderform.

Batrachus, Meerfisch aus der Abteilung der Acanthopterygii cotto-scombriformes.

Bdellostoma, ein zur Gruppe der Cyklostomen (Abteilung Myxinoiden) gehöriger Fisch aus dem südlichen stillen Ozean.

Belideus, Kletterbeutler.

Belone, ein zu der Gruppe der Scombresocidae gehöriger Knochenfisch.

Beluga, ein zu der Gruppe der Fischsäugetiere (Abteilung Delphiniden) gehörige Form (Weisswal, nordische Meere).

Blennius (Blenniiden), zu der Gruppe der Acanthopteri gehörige Form, Schleimfische.

Bombinator, Unke, Feuerkröte.

Bovidae s. Bovinae, Gruppe der Rinder.

Bradypus, Faultier (Gruppe der Edentaten).

Branchiosaurus, fossiler Molch der Kohlenperiode.

Brontotherium, fossiles Huftier aus dem Eocän Nordamerikas.

Bufonen, Kröten.

Caducibranchiaten, geschwänzte Amphibien (Molche), welche nur während der Larvenzeit mit Kiemen, später aber mit Lungen atmen.

Calamoichthys gehört zu der Gruppe der Knochenganoiden (West-Afrika).

Caniden, Geschlecht der hundeartigen Tiere (Hund, Wolf, Fuchs etc.).

Caprinae, Ziegen, Steinböcke.

Capromys, Ferkelratte (Gruppe der Nagetiere) [Cuba].

Carcharias, eine Haifischform.

Carinaten, Flugvögel, mit Muskelleiste (Carina) auf dem Brustbein.

Carnivoren, Raubtiere mit den Familien der Hyänen, Hunde, Katzen, Viverren, Marder und Bären.

Castor fiber, Biber (Ordnung der Nagetiere).

Casuarius, Kasuar, aus der Gruppe der straussenartigen (Lauf-) Vögel (Neuguinea, Ostindien, ostindische Inseln.

Cavia, Meerschweinchen (Gruppe der Subungulaten).

Cebus, ein zu den Westaffen (Platyrrhinen) gehöriger Rollaffe.

Centetes, Borstenigel (Madagaskar) gehört zur Ordnung der Insektivoren.

Centrophorus, eine Haifischform.

Cephalaspidae, Panzerganoiden aus den devonischen und obersilurischen Formationen (gehören mit zu den ältesten Fischen).

Ceratodus, Doppelatmer (Dipnoër) Unterordnung: Monopneumones, Queensland.

Ceratophrys, südamerikanische Frosch-Gattung.

Ceratopsidae, Dinosaurier- bezw. Stegosaurier-Gruppe aus der nordamerikanischen Kreide.

Cercopithecus, ein zu den Schmalnasen gehöriger Affe.

Cervidae, gewehrtragende Paarhufer (Elen, Renntier, Damhirsche, Reh, Hirsch, Zwerghirsche).

Cervus capreolus, Reh.

Cetaceen, Fischsäugetiere, Waltiere.

Chaetodonten, Klippfische aus der Familie der Squamipennes.

Champsosaurus, rhynchocephalenartiges Reptil (fossil) [Kreide und Eocän).

Chauliodus, Meerfisch aus der Familie der Sternoptychidae.

Characiniden, Fischfamilie der Physostomi abdominales.

Chelone, Schildkröte (Chelone midas = Riesenschildkröte).

Chelonier, gleichbedeutend mit Schildkröten.

Chelydra, Schweifschildkröte.

Chelys, Lurchschildkröte.

Chiloscyllium, eine Haifischform.

Chimaeren (Holocephalen), Abteilung der Selachier.

Digitized by Google

Chionis, Scheidenschnabel. Eine auf die südliche kalte Zone beschränkte Form von Sumpfvögeln (Grallae).

Chiropteren, Fledermäuse.

Chlamydoselache, niedere Haifischform, zur Gruppe der Notidaniden gehörig. Die Zähne ähneln denjenigen von Cladodus aus der mittleren devonischen Formation.

Choeropus, Stutzbeutler (Familie der Beutelduchse).

Choloepus (Unau) gehört zu den Zahnarmen (Faultiere).

Chrysochloris, Goldmaulwurf, Goldmull, Kapkolonie.

Chrysophyrs, Goldbrassen, Fisch aus der Gruppe der Sparidae.

Cinosternidae, Klapp-Schildkröten (Amerika).

Clupeiden, Familie der Heringe.

Cnemidophorus, Eidechse aus der Gruppe der Ameividae.

Cobitis, Schlammpeitzger (Familie der Schmerlen).

Coecilia, gehört zu den fusslosen Amphibien (Gymnophionen).

Cologenys, südamerikanische Form der Subungulaten (verwandt mit dem Meerschweinchen).

Columbinae, taubenartige Vögel.

Colymbus, Taucher vogel, Seetaucher.

Compsognathus, fossile Reptilienform mit langem Hals; Becken und Hinterfüsse sehr vogelähnlich (gehört zur Ordnung der Dinosauria, U. O. Theropoda). Lithogr. Schiefer von Kehlheim.

Condylura, Sternmull, eine amerikanische Maulwurf-Form.

Coregonus, Felch (Abteilung der Salmoniden).

Corvus corone, Rabenkrähe.

Coryphodon, eine fossile Huftierform aus dem nordamerikanischen Eocän.

Cottus, gehört zur Familie der Panzerwangen (Ordnung der Hartflosser. Vergl. Acanthopteri).

Crassilinguia, Dickzüngler, Eidechsenformen der wärmeren Gegenden der alten und neuen Welt.

Crossopterygii, quastenflossige Ganoiden mit zwei breiten Kehlplatten und gepanzertem Schädel. Finden sich schon im Devon und Carbon. Dahin gehören die rezenten Polypteridae.

Cryptobranchus, s. Salamandra maxima, Derotrem Japans, nahe verwandt mit Menopoma.

Cyclodus, ein zu den Scincoideae (Sandechsen) gehöriger Saurier (Neuholland).

Cyclothurus, Untergattung der zu den Edentaten zu rechnenden Gattung Myrmecophaga (s. Derotremen).

Cygnus, Singschwan.

Cyprinodonten, Zahnkarpfen.

Cyprinoiden, karpfenartige Fische.

Cypselus (Cypselidae), Vogelfamilie aus der Ordnung der Makrochires.

Dactylethra (Dactylethridae), eine Familie der ungeschwänzten Amphibien aus der Gruppe der Aglossa (Afrika).

Dasyprocta (Dasyproctina) gehört in die Unterordnung der Hystrichida und weiterhin zu den Nagern (verwandt mit dem Meerschweinchen).

Dasypus, Gürteltier, Armadill, Tatu, gehört zu den Edentaten (Südamerika).

Dasyurus (Dasyuridae), Beutelmarder (zu den Raubbeutlern gehörig).

Dendrolagus, Baum-Känguruh.

Derotremen, Gruppe der geschwänzten Amphibien mit persistierendem Kiemenloch auf jeder Seite des Halses (Mittelformen zwischen Perennibranchiaten und Salamandrinen).

Didelphys, Beutelratte (Amerika).

Dinoceras, eine fossile Huftierform (Eocän Amerikas).

Dinornis, subfossiler Laufvogel (Strauss). Neuseeland. Bis zu $3^1/_2$ Meter hoch.

Dinosaurier, fossiles Land- und Sumpfreptiliengeschlecht der Sekundärperiode, mit langem Hälse und langen Hintergliedmassen, die vielfach eine aufrechte Stellung ermöglichten. Fleisch- und Pflanzenfresser; z. Tl. kleine, z. Tl. ungeheure Tiere.

Dipnoi (Dipnoër), Doppelatmer, Zwischenform zwischen Fischen und Amphibien. Australien, Afrika, Südamerika.

Discoglossus, Scheibenzüngler. Eine Froschform der Küstenländer des Mittelmeeres.

Discosaurus, fossiler Molch der Kohlenperiode.

Digitized by Google

Draco (volans) = eine zur Gattung der Agamidae gehörige, mit einer eine Art von Fallschirm repräsentierenden Hautfalte an den Seiten des Körpers. Java.

Dromaeus, ein holländischer Strauss.

Dugong = Halicore du gong, gehört zur Abteilung der Seekühe (Sirenia). (Indischer Ocean).

Echidna, Ameisen-Igel, gehört zu den Kloakentieren (Monotremen). Neu-Südwales, Vandiemensland.

Edentaten, Ordnung der Zahnarmen, Bruta.

Egernia, gehört zur Scincoiden-Gattung Cyclodus (Saurier).

Elasmobranchier = Haifische (Selachier).

Ellipsoglossa, japanischer Molch.

Embiotocoidea = Haleonoti, Lippfische, Familie der Gruppe der Pharyngognathi (Unterordnung der Acanthopteri), Westküste von Californien.

Emydura s. Platemys.

Emys (Emydeen), Sumpfschildkröte.

Enaliosaurier, fossile Meer-Saurier (Ichthyosaurus, Plesiosaurus etc.) der Sekundärperiode und auch noch der Kreideformation.

Engraulis (Engraulina), Fischgruppe aus der Familie der Clupeoidei.

Eosaurus, fossiler Enaliosaurier (s. diese), Amerika.

Epicrium, gleichbedeutend mit Ichthyophis, gehört zu den fusslosen Amphibien, den Apoda oder Gymnophionen.

Erinaceus (europaeus), Igel.

Erythrinen, Fisch-Gattung aus der Familie der Characiniden.

Esox (lucius), Hecht.

Felinen s. Feliden, katzenartige Raubtiere.

Fissilinguia, Spaltzüngler, Gruppe der Reptilien.

Fringillidae, Finken.

Fulica (atra), Blesshuhn (auf Seen und Teichen Europas, Zugvogel).

Gadus (Gadiden), Schellfisch (Gruppe der Anacanthini, Weichflossenstrahler).

Galeopithecus, Flattermaki (Sundainseln etc.), gehört zur Ordnung der Halbaffen.

Galeus, eine Haifischform.

Ganoiden, Schmelzschupper.

Ganocephalen, fossile Amphibienformen aus der Ordnung der Stegocephalen (Carbon).

Gastrosteus; Stichling.

Geckotiden = Ascalaboten, Haftzeher, Eidechsen der wärmeren und heissen Zone.

Glires (s. Rodentia), Nagetiere.

Globiocephalus gehört zur Gattung der Delphine.

Gobio, Grundling, Fisch aus der Gruppe der Karpfen.

Grus (cinerea), Kranich.

Gymnodontes, Fischfamilie der Haftkiefer oder Plectognathi.

Gymnophionen, fusslose Amphibien von walzen-(wurm-)förmiger Körpergestalt. Schleichenlurche. Bewohner der wärmeren und heissen Zone.

Gymnotus (Gymnotiden), Zitteraal, aalähnliche Süsswasserfische aus dem tropischen Südamerika.

Halichoerus, gehört zur Familie der Seehunde.

Halicore, Dugong, aus der Gruppe der Sirenia oder Seekühe (indischer Ozean).

Halitherium, fossile Form der Borkentiere (Rhytina) Gattung Sirenia.

Halmaturus (s. Macropus), Känguruh.

Harengus, Hering.

Hatteria, uralte, primitive Saurierform Neuseelands, welche sich durch eine Menge Besonderheiten von den übrigen Echsen unterscheiden.

Heloderma, Krusteneidechse Amerikas, besitzt Giftzähne.

Hemidactylus, Ascalaboten-(Geckonen-)Form. Eidechsen der wärmeren und heissen Zone.

Heptanchus, Haifisch aus der Familie der Notitaniden, mit sieben Kiemenöffnungen.

Hesperornis, Zahnvogel aus der nordamerikanischen Kreideformation.

Heterobranchus, eine Form der Welse (Afrika, ostindischer Archipel).

Hexanchus, Haifisch aus der Familie der Notidaniden, mit sechs Kiemenöffnungen.

Hipparion, fossile Form der Equinen (Pliocän der alten Welt).

Hippopotamus, Flusspferd.

Holocephalen, Gruppe der Selachier.

Digitized by Google

Hyaemoschus, artiodaktyle Huftierform aus der Gruppe der Tragulidae.

Hydrochoerus, Wasserschwein. Gruppe der Hufpfötler (Subungulaten).

Hyla (arborea), Laubfrosch.

Hylobates, eine Form der anthropoiden (menschenähnlichen) Affen. Gibbon.

Hylonomus, ein fossiles, der Kohlenformation angehöriges Amphibium.

Hyperoodon, eine Form der Zahnwale (Delphinidae).

Hypostoma (Hypost. matimi), eine Abteilung der Welse.

Hypudaeus, aus der Abteilung der Wühlmäuse (Arvicolidae) (Ordnung der Nager).

Hyracoiden, eine kleine, zur Ordnung der Platthufer oder Lamungia gehörige Gruppe (Klippschliefer, Klippdachs).

Hystrix, Stachelschwein.

Ichthyoden, Perennibranchiaten. S. diese.

Ichthyophis, gleichbedeutend mit Epicrium, eine Familie der Schleichenlurche. (Apoda, Gymnophionen).

Ichthyopsiden, Kollektivname für Fische, Dipnoër und Amphibien.

Ichthyornis, Zahnvogel aus der Kreideformation Nordamerikas.

Ichthyosaurus s. Enaliosaurier.

Iguana, Leguan, eine Eidechsenform Westindiens und Südamerikas.

Insektivoren, Insekten fressende Ordnung der Säugetiere, zu welcher z. B. die Familie der Igel, Spitzmäuse und Maulwürfe gehören.

Kallichthys, Fisch aus der Gruppe der Welse. Flüsse Südamerikas, welche sich in den atlant. Ozean ergiessen.

Katarrhinen, Affengruppe der Schmalnasen. Auf die östliche Halbkugel beschränkt, deshalb auch Affen der alten Welt genannt.

Kiwi, Apteryx, Zwergstrauss, Neuseeland.

Labrus (Labriden), Lippfische (Gruppe der Pharyngognathi).

Labyrinthobranchia, Labyrinthfische, welche zu den Acanthopteri (s. diese) gehören. Die Kiemenhöhle führt in eine Nebenhöhle, welche zur Respiration in Beziehung steht.

Labyrinthodonten, Unterordnung der Stegocephalen. Fossile Amphibien aus der Perm-, karbonischen und Triasformation.

Lacerta (Lacertilier), Eidechse.

Lagomorpha s. Leporida, hasenartige Nagetiere.

Lagostomus, Hasenmaus (Südamerika).

Lamellirostres, Entenvögel (Leistenschnäbler).

Lamna (cornubica), Heringshai.

Lamungia od. Platthufer (vgl. Hyracoidea).

Lemmus, Lemming (Gruppe der Nager).

Lemuren, Familie der Halbaffen (Prosimii). (Madagaskar, Afrika, Inseln Südasiens.)

Lepidosiren paradoxa, gehört zu den Dipnoi. Unterordnung Dipneumona. Südamerika.

Lepidosteus, gehört zur Gruppe der Knochenganoiden (Nordamerika, Cuba).

Lepilemur, Ordnung der Halbaffen (Madagaskar).

Lepus, Hase.

Lophobranchier, Büschelkiemer (eine Ordnung der Knochenfische).

Lutra (vulgaris), Fischotter.

Macacus, ein zu den Schmalnasen gehöriger Affe.

Makrochelys, gehört zur Gruppe der Schildkröten.

Mallotus, gehört zur Gruppe der Salmoniden.

Malopterurus, Zitterwels (Nil).

Manatus, Manati, eine Gattung der Sirenia (s. diese).

Manis (Manidae), Schuppentiere, zu den Edentaten gehörig. (Afrika, Indien.)

Marsupialer, Beuteltiere.

Megapodius, gehört zur Gruppe der Grossfusshühner (australische Region) = Familie der Hühnervögel (Gallinacei).

Melanerpeton = ein fossiles, der Kohlenformation angehöriges, geschwänztes Amphibium.

Menobranchus, Kiemenmolch (Nordamerika).

Menopoma, gehört in die Gruppe der Derotremen, einer Gruppe der geschwänzten Amphibien.

Mikrochiroptera, Kleinfledermäuse.

Monitor, Eidechsenform, gehört z. Familie der Varanidae (östl. Halbkugel; warme Zone).

Monotremen, Kloakentiere, niederste Säuger (Süd- und Ostaustralien, Vandiemensland).

Digitized by Google

Mormyriden, eine für die Süsswasser-Seen des trop. Afrika charakteristische Fisch-Familie.

Muraena Helena, gemeine Muräne (Mittelmeer, atlant. Ozean, Mauritius, Australien).

Muränoiden s. Muräniden, Aale.

Muriden s. Murinen (von Mus), Mäuse und mäuseartige Tiere.

Mustela, Mustelidae, marderartige Tiere.

Mustelus, Haifisch.

Myliobatiden, Rochen.

Myomorpha, mäuseartige Tiere.

Myrmecobius, Spitzbeutler, Ameisenbeutler (West- und Südaustralien).

Myrmecophaga, Ameisenbär, zu den Edentaten gehörig (Südamerika).

Myxinoiden, eine Abteilung der Cyklostomen, eine niedere Fischgruppe (Rundmäuler).

Neotragus, eine Antilopengattung (Guinea).

Notidaniden, niedere Haifischfamilie.

Notodelphys, Nototrema, ein Frosch mit einer Bruttasche auf dem Rücken (Venezuela).

Odontornithes, fossile Zahnvögel.

Ophidier, Schlangen.

Opossum, virginische Beutelratte.

Ornithorhynchus, Schnabeltier (Gruppe der Monotremen).

Orthagoriscus (mola), Sonnenfisch, eine Gattung der Gymnodontes (gemässigte und tropische Meere).

Orycteropus, Erdferkel (Süd- und Mittelafrika). Gehört zur Gruppe der Edentaten.

Osmerus, gehört zur Gruppe der Salmen.

Otis (tarda), grosse Trappe (gehört zu den Sumpfvögeln).

Ovinae, Schafe.

Palaeohatteria, fossiles, sehr primitives, mit Hatteria (s. diese) verwandtes Reptil aus der Permformation. Besitzt vielfache Beziehungen zu den Stegocephalen.

Palaeotherium, fossile, tapirähnliche Säugetierform (Unteroligocän von Europa).

Passeres, Sperlingsvögel.

Pediculati, Armflosser (Gruppe der Knochenfische).

Pelobates, Erdfrosch, Krötenfrosch.

Perameles, Beuteldachs (gehört zu den fleischfressenden Beutlern Neuhollands und Amerikas).

Perca fluviatilis, Flussbarsch.

Perennibranchiaten, zeitlebens kiemenatmende, geschwänzte Amphibien (Proteus, Siren lacertina, Menobranchus).

Perissodactyli, Unpaarhufer (Equinen).

Petrobates = ein fossiles, der Kohlenformation angehöriges, geschwänztes Amphibium.

Petromyzon, gehört zu den Fischen, welche kein eigentliches Kieferskelett besitzen, d. h. zu den Rundmäulern, Cyklostomen.

Phalangista, pflanzenfressender Beutler (Neuholland).

Phascogale, Beutelbilch (aus der Gruppe der Raubbeutler).

Phascolarctos, pflanzenfressender Beutler (Neu-Süd-Wales).

Phascolomys, Wombat, gehört zu den pflanzenfressenden Beuteltieren Neuhollands.

Phoca, Seehund (Familie der Flossenfüsser oder Pinnipedier).

Phocaena, gehört zur Familie der Delphiniden.

Phoenicopterus, Flamingo (Abteilung der Lamellirostres).

Phrynosoma, Echsenform (Agamenform) Amerikas.

Phyllodactylus, gehört zur Gruppe der Ascalaboten (Eidechsen der warmen und heissen Zone).

Phyllomys, gehört zur Gruppe der Nager.

Pinnipedier, Flossenfüsser, zu welchen das Walross und die Ohrrobben gehören.

Pipa (Pipidae), Familie der ungeschwänzten Amphibien aus der Gruppe der Aglossa (Amerika).

Plakodermen, die ältesten Fische (resp. Wirbeltiere) des Silurs und Devons, charakterisiert durch einen Hautknochenpanzer.

Platydactylus, der gemeine Gecko (vgl. die Ascalaboten (Eidechsen der warmen und heissen Zone).

Platyrrhinen, Affengruppe der Plattnasen. Affen der westl. Halbkugel, neuweltliche Affen.

Platystomidae, Fische aus der Gruppe der Pimelodina (Welse).

Digitized by Google

Plectognathi, Haftkiefer (Fischgruppe zu welcher die Gymnodontes und Sclerodermi gehören).

Plesiosaurus, gehört zu den fossilen Meerechsen der Juraformation.

Plesiodon, Echsenform aus der Abteilung der Scincoide.

Plethodon, eine Molchgattung Amerikas.

Pleuracanthus, fossile Ur-Selachier (Carbon, Perm).

Pleuronectes, Scholle, Flunder, gehört zur Familie der Plattfische.

Plotosus (Plotosina), Gruppe der Welse.

Podiceps, Unterfamilie der Colymbidae (Seetaucher).

Polychaeten, im Meere lebende Borstenwürmer, O. d. Anneliden oder Ringelwürmer.

Polyodon, Löffelstör (Mississippi).

Polypterus, gehört zur Gruppe der Knochenganoiden (Nil).

Primaten, höchste Säugetiere (Affen und Mensch).

Pristiurus, Selachier (Hai).

Proboscidea, Rüsselträger.

Procyonidae, Waschbären.

Propithecus, Schleiermaki. O. der Halbaffen. (Madagaskar).

Prosimier, Halbaffen.

Proterosaurus, fossile Echsenform von rhynchocephalenartigem Charakter (Kupferschiefer von Deutschland).

Proteus, kiemenatmender Molch (Karst-Gebirge).

Protopterus, Doppelatmer (Dipnoër), Unterordnung: Dipneumona. Afrika.

Pseudopus, Scheltopusik, gehört zu den Sauriern (Echsen), und zwar zu den Brevilinguia. Südosteuropa, Kleinasien, Nordafrika.

Psittacus, Papageien.

Pteraspidae, Panzerganoiden aus den devonischen und obersilurischen Schichten (gehören mit zu den ältesten Fischen).

Pterodactylus, Flugechse (fossil), lithogr. Schiefer von Solenhofen.

Pterosaurier, fossile Flugechsen.

Python, Pythonschlange, Riesenschlange der alten Welt.

Pythonomorphen, eine fossile, auf die Kreide beschränkte Mittelform zwischen Echsen und Schlangen.

Quadrupeden, Vierfüssler.

Querder, Larve von Petromyzon (Fische aus der Abteilung der Cyklostomen).

Rajida, Rochen.

Ranodon, sibirischer Molch.

Raptatores, Raubvögel.

Rasores = Hühnervögel.

Ratiten, Laufvögel, Strausse.

Rhamphorhynchus, fossile Flugechse aus dem Jura.

Rhea (americana), südamerikanischer Strauss (Familie: Rheidae).

Rhinoderma, ungeschwänztes Amphibium aus der Familie der Engystomidae.

Rhinolophus (Rhinolophina), eine Familie der Fledermäuse.

Rhynchocephalen, eine den gemeinsamen Ausgangsformen der Reptilien nahestehende, primitive, fossile, eidechsenartige Tiergruppe, deren heutiger Vertreter die neuseeländische Hatteria punctata ist.

Rodentia, Nager.

Ruminantia, Wiederkäuer.

Salamandrina perspicillata, Brillensalamander (Italien).

Salmoniden, salmartige Fische.

Sarginae, Gruppe der Fischfamilie Sparidae (Meerbrassen).

Saurier, Echsen, Eidechsen.

Sauropsiden, Kollektivname für Reptilien und Vögel.

Sauropterygier, fossile Flugechsen.

Scalops, Wassermull, eine amerikanische Maulwurf-Form.

Scinke, Skinke, Schleichen mit verkümmerten, bezw. unter der Haut versteckten Gliedmassen, z. Tl. von Schlangenform, Blindschleiche z. B.

Sciurus, Eichhörnchen.

Scomber scombrus, gehört zur Gruppe der Makrelen (Seefische).

Scyllium (Seilliiden), Haifisch.

Scymnus, Haifisch.

Selachii, Haifische im weitesten Sinn.

Semnopithecus, Schlankaffe (Ostindien).

Seps chalcides, gehört zu den Scinken (Eidechsen, bezw. Schleichen mit verkümmerten Gliedmassen).

Serranus, Sägebarsch (Acanthopteri).

Silurus (Siluroiden), Wels, Welse.

Simia troglodytes, Gorilla.

Digitized by Google

Siphonops annulatus, gehört zu den fusslosen Amphibien, den wurmartig gestalteten Schleichenlurchen oder Gymnophionen.

Siredon pisciformis (Axolotl), geschlechtsreif werdende Molch-Larve.

Siren (lacertina), kiemenatmendes, geschwänztes Amphibium (Nordamerika).

Sirenen (Sirenia), Seekühe (pflanzenfressende Fischsäugetiere).

Skaphirhynchus, Störform (Mississippi und Zentralasien).

Skarus, Skariden Gattung der Labriden (Lippfische).

Sorex (Soricidea), Spitzmäuse (Insektenfresser).

Spalax, maulwurfartiges Tier (Nager).

Spatularia (s. Polyodon), gehört zu den störartigen Fischen (Knorpelganoiden).

Spelerpes, eine Molchgattung, Südwesteuropa, Nordamerika.

Sphargis, Schildkrötenform.

Sphenodon = Hatteria. S. d.

Spinax (Spinaces), Haifisch.

Squaliden, Haie im engeren Sinne, im Gegensatz zu Holocephalen und Rochen.

Squatina, Meer-Engel, aus der Haifischgruppe der Rhinidae.

Steganopoden, Ruderfüssler, eine Ordnung der Vögel, wohin u. a. der Pelikan, Sula und die Fregattvögel gehören.

Stegocephalen, fossile Amphibien mit wohl entwickeltem Schwanz. Thorakalplatten oder ein Bauchpanzer vorhanden. Schädel nach den Seiten und nach oben durch Deckknochen vollkommen geschlossen. (Daher der Name!)

Stegosaurier, eine Gruppe fossiler Reptilien (Saurier), Jura bis Kreide.

Stenops, gehört zur Gruppe der Lemuren (Familie der Halbaffen).

Sterna, Seeschwalbe.

Suidae, Familie der Schweine.

Struthio, Strauss.

Sturionen, Störe.

Symbranchii, s. Symbranchidae, eine Fischfamilie, bei welcher die Kiemenspalten zu einem an der Bauchseite liegenden Schlitze verschmolzen sind.

Syngnathus, Seenadel (gehört zu den Büschelkiemern, eine Ordnung der Knochenfische).

Talpa (europaea), Maulwurf.

Tatusia, hybrida = Gürteltier (Edentaten).

Teleosaurus, fossile, gravialartige Krokodilform (Dogger).

Teleostier, Knochenfische.

Testudo (Testudineen), Schildkröte.

Thylacinus, Beutelwolf.

Thymallus, Fisch aus der Reihe der Salmoniden.

Tillotherium, eine fossile Huftierform aus dem nordamerikanischen Eocän.

Torpedo (Torpedineen), Rochen.

Trachysaurus, gehört zur Scinoiden-Gattung Cyclodus (Saurier).

Tragelaphus, eine Antilopengattung (Senegamblien u. a.).

Traguliden, Zwerghirsche (Java, Sunda-Inseln).

Triakis, zu der Familie der Carchariidae gehörige Haifisch-Gattung.

Triceratops, ein zur Gruppe der Ceratopsidae gehöriger Dinosaurier (s. diese) aus der nordamerikanischen Kreideformation.

Triconodon, fossile Säugetier-Familie aus dem Jura (Molarzähne dreispitzig).

Trionyx, Schildkröte.

Tritonen, Wassermolche.

Tropidonotus (natrix), Ringelnatter.

Trygon, Trygonidae, Stechrochen.

Tupajae, Unterfamilie der Spitzmäuse (Ostindien und benachbarte Inseln).

Turdus musicus, Singdrossel.

Tylopoden Schwielenfüssler (Kamele, Lama, Huanako etc.).

Typhlops, gehört zu den Wurmschlangen.

Uromastix (spinipes), zu den Erdagamen gehörige Eidechsen (Ägypten).

Ursidae, Bären.

Varanus (Varanidae), Waran-Eidechsen (sind auf die östliche Halbkugel beschränkt und repräsentieren, abgesehen von den Krokodilen, die grössten lebenden Saurier.

Viverra civetta, Zibetkatze (Viverridae, eine Familie der Raubtiere).

Würger, Laniidae, eine Vogelfamilie.

Xenacanthus, fällt unter denselben Gesichtspunkt wie Pleuracanthus (Ur-Haie).

Zeuglodon, fossile (tertiäre Gruppe der Fischsäugetiere (Zahnwale).

Zoarces, ein zu der Gruppe der Blenniiden gehöriger Fisch (Hartflosser).

Digitized by Google

UNIVERSITY OF CALIFORNIA

Einleitung.

I. Über das Wesen und die Bedeutung der vergleichenden Anatomie.

Die „vergleichende Anatomie" hat die Aufgabe, den Bau des Tierkörpers vergleichend zu betrachten und dadurch die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere zu ermitteln. Bei dem Versuch, dieses Ziel zu erreichen, ist sie aber nicht selten darauf angewiesen, auch die **Ontogonie** und die **Paläontologie** mit in den Kreis ihrer Betrachtung zu ziehen. Erstere befasst sich mit der Entwickelungsgeschichte des Individuums, letztere erstrebt die Kenntnis der untergegangenen Organismen in ihrer geologischen Aufeinanderfolge, d. h. in ihrer Stammesgeschichte **(Phylogenie)**.

Beide Wissenschaften ergänzen sich insofern, als die Ontogenie in ihren einzelnen Etappen eine im Individuum sich vollziehende Wiederholung der Stammesgeschichte darstellen kann. Dabei ist aber wohl im Auge zu behalten, dass jene Wiederholung in vielen Fällen als keine reine (Palingenese) zu betrachten ist, sondern dass häufig genug durch Anpassung erworbene „Fälschungen" mit unterlaufen, welche die ursprünglichen Verhältnisse entweder gar nicht mehr oder doch nur mehr oder weniger verwischt zeigen (Cänogenese). Zwei Faktoren sind es, die hierbei eine wichtige Rolle spielen, die Vererbung und die Variationsfähigkeit. Während erstere das konservative, auf die Erhaltung des Bestehenden gerichtete Prinzip darstellt, resultiert aus der zweiten eine unter dem Einfluss des Wechsels äusserer Verhältnisse stehende Veränderung des Tierkörpers, den wir somit nicht als starr und unveränderlich, sondern gleichsam wie in stetigem Fluss begriffen aufzufassen haben. Die daraus hervorgehenden „Anpassungen" werden dann, sofern sie ihrem Träger von Nutzen sind, wieder auf die Nachkommen vererbt werden und so im Laufe der Erdperioden zu immer weiteren Veränderungen führen. So stehen also Vererbung und Anpassung in steter Wechselwirkung, und wenn wir diese Tatsache in ihrer vollen Bedeutung erfassen, so eröffnet sich uns dadurch nicht nur ein Einblick in die Blutsverwandtschaft der tierischen Organismen im allgemeinen, sondern wir gewinnen daraus auch ein Verständnis für zahlreiche Organe und Organteile, die uns in ihrer rückgebildeten, rudimentären Form im fertigen, ausgebildeten Tierkörper einfach unerklärlich sein und bleiben würden.

Digitized by Google

Eine weitere grosse Rolle in der Anbahnung eines klaren morphologischen Verständnisses spielt die Lehre von den Formelementen, sowie diejenige von den Funktionen, d. h. die **Histologie** und **Physiologie.** Indem sich so alle auf den genannten Arbeitsgebieten gewonnenen Resultate gegenseitig ergänzen und zu einem einheitlichen Ganzen durchdringen, entspringt daraus eine helle Leuchte für unsere Kenntnis der tierischen Organisation im allgemeinen, bezw. der Zoologie im weitesten Sinne.

Die Formelemente, d. h. die Bausteine des Körpers bestehen im wesentlichen aus **Zellen** und deren Abkömmlingen, aus **Fasern.** Sie verbinden sich zu **Geweben,** und aus diesen bauen sich die **Organe** auf, welch letztere sich dann weiterhin zu **Organsystemen** vereinigen.

Die Gewebe scheiden sich in folgende vier Hauptklassen:

1. In das **Epithel-** und in das genetisch auf letzteres zurückführbare **Drüsengewebe;**
2. in das **Stützgewebe** (Bindegewebe, Knorpel, Knochen);
3. in das **Muskel-** } **Gewebe.**
4. in das **Nerven-** }

Auf Grund des physiologischen Verhaltens kann man das Epithel- und das Stützgewebe als passive, das Muskel- und Nervengewebe als aktive Gewebe bezeichnen.

Unter Organen versteht man gewisse, auf eine bestimmte physiologische Funktion gerichtete Apparate, wie z. B. die gallenbereitende Leber, die mit dem Gasaustausch betrauten Kiemen und Lungen, das als Blutpumpe funktionierende Herz etc.

Die Organsysteme, wie sie der Reihe nach in diesem Buche abgehandelt werden sollen, sind folgende: 1. die äusseren Körperdecken, das sogenannte Integument; 2. das Skelett; 3. die Muskulatur mit den elektrischen Organen; 4. das Nervensystem mit den Sinnesorganen; 5. die Organe der Ernährung, der Atmung, des Kreislaufs, des Harn- und Geschlechtssystems, sowie endlich die Nebennieren.

II. Entwickelung und Bauplan des Wirbeltierkörpers.

Die im vorigen Abschnitte als Bausteine des Organismus bezeichneten Formelemente, d. h. die Zellen, stammen alle von einer einzigen Urzelle ab, nämlich vom **Ei.** Dieses bildet also den Ausgangspunkt für den gesamten Tierkörper und soll deshalb seiner fundamentalen Bedeutung wegen hier etwas eingehender besprochen werden. Die sich daran knüpfende Schilderung der Entwickelungsvorgänge kann sich aber, dem Plane dieses Buches entsprechend, natürlicherweise nur in einem ganz allgemeinen Rahmen bewegen.

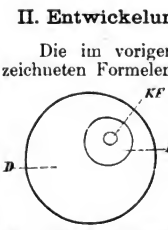


Fig. 1. Das unbefruchtete tierische Ei. *D* Dotter. *KB* Keimbläschen, *KF* Keimfleck.

Das unbefruchtete tierische Ei stellt ein rundliches Bläschen dar, in dessen Innerem man drei verschiedene Teile unterscheidet, den Dotter (Vitellus), das Keimbläschen (Vesicula germinativa) und den Keimfleck

Digitized by Google

(Macula germinativa). Die Aussenhülle des Eies wird von der sog. Dotterhaut (Membrana vitellina) gebildet.

Da das tierische Ei in der soeben geschilderten, ursprünglichen Form den Grundtypus einer **Zelle** darstellt, so haben wir nur die Bezeichnungen zu wechseln, indem wir für Dotter den Namen Protoplasma, für Keimbläschen Kern (Nucleus) und für Keimfleck Kernkörperchen (Nucleolus) setzen. Der Zellkörper sowohl als auch der Zellkern bauen sich aus morphologisch und physiologisch verschiedenen Substanzen auf, die man als Chromatin oder Spongioplasma und als Achromatin oder Hyaloplasma bezeichnet. Dazu kommt noch der Nebenkern, das sogenannte Centrosoma, welches bei der Vermehrung der Zellen (Zellteilung) eine wichtige Rolle spielt. Eine äussere Begrenzungshaut, der Membrana vitellina entsprechend, ist kein integrierender Bestandteil der Zelle, sie kann sich aber aus einer Verdichtung der Randzone des Protoplasmas differenzieren.

Der Dotter besteht aus zwei verschiedenen Substanzen, welche als Bildungsdotter und Nahrungsdotter unterschieden werden. Ihre gegenseitigen Lagebeziehungen im Ei können sehr mannigfache sein, und dasselbe gilt auch für ihre Mischungsverhältnisse. Dies ist deshalb von Wichtigkeit, weil der gleich näher zu schildernde Furchungsprozess in der Art und Weise seines Verlaufs dadurch stark beeinflusst wird.

Bei der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung ist die Verschmelzung des männlichen Geschlechtstoffes, d. h. der **Samenzelle**, mit dem Ei eine unerlässliche Bedingung für die embryonale Entwickelung des letzteren.

Bevor dies jedoch stattfinden kann, gehen im Innern des Eies gewisse Veränderungen (Reifungserscheinungen) vor sich, die das Ei zur Aufnahme des männlichen Zeugungsstoffes vorbereiten. Dieselben bestehen im wesentlichen in einer Reduktion der Masse des Keimbläschens, d. h. letzteres teilt sich unter ähnlichen Erscheinungen, wie sie die Zellteilung zu begleiten pflegen (Karyokinesis), nur dass die daraus resultierenden und zur Ausstossung aus dem Ei gelangenden Tochterzellen („Polkörper") von sehr viel geringerer Grösse sind, als das Ei, d. h. als die Mutterzelle selbst. Ähnliche Vorgänge spielen sich auch an der männlichen Geschlechtszelle ab, und was nach Ablauf jenes Reduktionsprozesses von den beiderseitigen Kernen noch übrig bleibt, bezeichnet man einerseits als weiblichen — andererseits als männlichen Vorkern. Letzerer wandert in das Ei ein und vereinigt sich mit dem weiblichen Vorkern. Daraus entsteht der Furchungskern.

Die zur Schaffung eines neuen Individuums führende **Befruchtung** besteht also in einer materiellen Vereinigung der Zeugungsstoffe beider Geschlechter, und die letzte Ursache der Vererbung beruht somit auf der molekularen Struktur der beiden Geschlechtszellen, jene Struktur aber ist der morphologische Ausdruck des Artcharakters.

Nachdem der Furchungskern gebildet ist, spaltet er sich nach einer kurzen Ruhezeit in zwei gleiche Hälften, welche als zwei neue Zentren die Teilung des ganzen Eies in zwei Hälften vorbereiten.

Digitized by Google

Die definitive Teilung oder, was dasselbe bedeutet, der Beginn des **Furchungsprozesses** geschieht durch Bildung einer Ringfurche, welche tiefer und tiefer einschneidet, bis die Trennung eine vollständige ist.

Damit ist das erste Stadium des Furchungsprozesses vollendet, und indem das zweite sich auf ganz dieselbe Weise einleitet, ist das

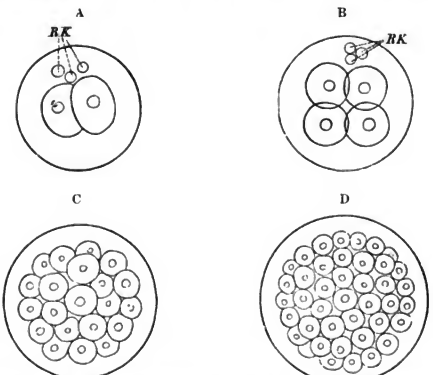


Fig. 2. A Erstes Furchungsstadium. B und C Weitere Furchungsstadien. *RK* Richtungskörper. D Morulastadium.

Resultat eine Teilung in vier, dann, infolge des immer weiter fortschreitenden Prozesses, in 8, 16, 32 etc. immer kleiner werdende Kugeln, wovon jede ihren eigenen Kern besitzt. Kurz, aus dem ursprünglichen, einer einzigen Zelle entsprechenden Ei ist nun eine Vielheit von Zellen geworden, die das Baumaterial des Tierkörpers, den „Zellstaat" darstellt, und die man wegen ihrer Ähnlichkeit mit einer Maulbeere **Morula** zu nennen pflegt (Fig. 2 *D*).

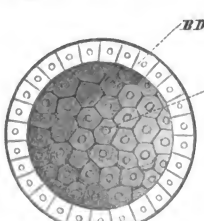


Fig. 3. Blastula. *BD* Blastoderm. *FH* Furchungshöhle.

Indem sich nun im Innern dieser Morula eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhle bildet, entsteht die sog. **Keimblase** oder **Blastula.** Die den Hohlraum umschliessenden, peripheren Zellen nennt man die **Keimhaut** oder das **Blastoderm** (Fig. 3 *BD*). Anfangs nur aus einer einzigen Zelllage bestehend, wird das Blastoderm später zwei- und endlich gar dreischichtig. Diese drei Schichten bezeichnet man ihrer Lage nach als

Digitized by Google

das **äussere, mittlere** und **innere Keimblatt**, oder als das **Ektoderm (Epiblast), Mesoderm (Mesoblast)** und **Entoderm (Hypoblast).**

Der oben in seinen Grundzügen geschilderte Furchungsprozess kann nun, wie früher schon erwähnt, auf Grund einer ungleichen Verteilung des Bildungs- und Nahrungsdotters, beziehungsweise infolge einer massenhaften Ansammlung des letzteren, gewisse Modifikationen seines ursprünglichen Verhaltens erfahren. Dieselben fallen in den Kreis der cänogenetischen Erscheinungen und finden ihren Ausdruck entweder in einer ungleichmässigen oder gar nur in einer partiellen Furchung[1]).

Die Frage nach der Entstehung der Keimblätter ist, weil von prinzipieller Bedeutung, eine der brennendsten in der Morphologie, und bis heute ist man hierüber noch zu keinem ganz vollständig befriedigenden Abschluss gelangt. Eines aber lässt sich doch mit Sicherheit behaupten, nämlich das, dass die Eier sämtlicher Wirbeltiere von der Blastula aus in ein Stadium eintreten oder in früheren Zeiten einmal eingetreten sind, welches man als **Gastrula** bezeichnet. Diese Entwickelungsform, welche übrigens unter allen Vertebraten nur bei Amphioxus unverfälscht auftritt, kann man sich aus der Blastula so hervorgegangen denken, dass sich die Wand derselben (Fig. 3 *BD*) in sich selbst einstülpt, woraus dann ein Sack mit doppelter Wandung resultiert. Die äussere stellt nach wie vor das Ektoderm dar, welches als Schutz- und Empfindungsorgan fungiert, während die innere, das Entoderm, einen zentralen Hohlraum, die primäre Darmhöhle (Archenteron), umschliesst und als assimilierender, verdauender Urdarm zu betrachten ist. Aus dem Ektoderm gehen später das gesamte Nervensystem, die Sinneszellen, die Epidermis mit ihren Derivaten, die Mund- und After-Einstülpung (Stomodaeum und Proctodaeum), der orale Teil der Hypophysis cerebri und die Augenlinse hervor, aus dem Entoderm dagegen entsteht in einem sehr frühen Entwickelungsstadium die sogenannte Rückenseite (Chorda dorsalis). Weiterhin entstehen daraus die Darmepithelien, die Darmdrüsen, sowie die epithelialen Bestandteile der Lungen, der Schilddrüse, der

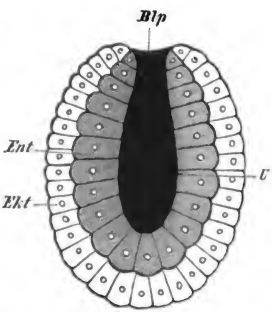


Fig. 4. Gastrula. *Blp* Blastoporus, *Ekt* Ektoderm, *Ent* Entoderm, *U* Urdarmhöhle.

[1]) Die äquale, auf das gesamte Ei sich erstreckende Furchung findet sich bei den Säugetieren mit Ausnahme der Monotremen und unter den übrigen Wirbeltieren (bis zu einem gewissen Entwickelungsstadium wenigstens) auch bei Amphioxus. Eine inäquale Furchung tritt auf: bei Cyclostomen, beim Stör, Lepidosteus, Dipnoërn und fast bei allen Amphibien, wobei manchmal der Typus der partiellen Teilung beinahe erreicht wird. Selachier, Knochenfische, Reptilien, Vögel und Monotremen zeigen von Anfang an eine partielle Furchung.

Digitized by Google

Thymus, der Leber und des Pankreas. An der Übergangsstelle beider Keimblätter ineinander findet sich eine Öffnung, die man als **Urmund (Blastoporus)** (Fig. 4 *Blp*) bezeichnet. Diesem entspricht

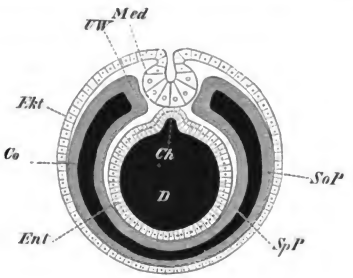


Fig. 5.

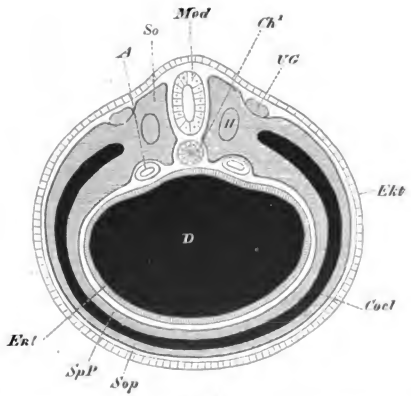


Fig. 6.

Fig. 5 und 6. *A* Aorta, *Ch* (Fig. 5), *Ch*¹ (Fig 6) die in Bildung begriffene, resp. die vom prim. Entoderm abgeschnürte Chorda dorsalis, *Cocl* Cölom, *D* Darm, *Ekt* Ektoderm, *Ent* Entoderm, *H* Spuren des abgeschnürten Cöloms im Innern der Somiten, *Med* Medullarrohr, welches in Fig. 5 eben im Begriff steht, sich vom Ektoderm abzuschnüren. In Fig. 6 ist dies bereits geschehen, *So* Somiten, *SoP* Somatopleura, *SpP* Splanchnopleura, *UG* Vor- resp. Urnierengang. (Beide Figuren schematisch.)

bis zu einem gewissen Grade der sogen. Primitivstreifen höherer Wirbeltierformen.

Digitized by Google

Wenn man sich nun aber auch auf die eben angegebene Weise das Ekto- und Entoderm, d. h. die beiden primären epithelialen Grenzblätter, entstanden denken kann, so bestehen für sie doch verschiedene, von jener primitiven Bildungsweise abweichende Möglichkeiten der Differenzierung, die man als Umwachsung, Delamination und partielle Delamination bezeichnet. Dabei spielen die verschiedenen Typen der Furchung eine grosse Rolle.

Das Mesoderm ist eine sekundäre, phyletisch jüngere Bildung, als die beiden anderen Keimblätter. Es stellt weder bezüglich der Herkunft seiner Zellen, noch hinsichtlich seines histo-

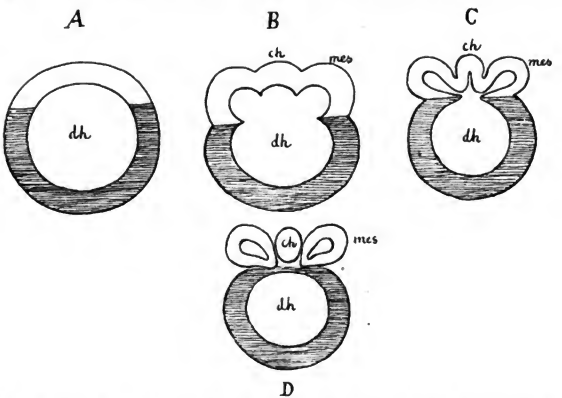


Fig. 7 A—D. Schematische Durchschnitte des primitiven Entoderms von Amphioxus. A—C nach Götte. Weiss das dorsale, schraffiert das ventrale (primitive) Entoderm. Aus ersterem gehen die Chorda dorsalis *ch* und die Mesodermsegmente (Somiten) *mes*, aus letzterem die Wände der Urdarmhöhle hervor. Das ganze Entoderm bildet also hier eine vierfach ausgebogene Platte, Fig. B und C, an welcher man dorsalwärts eine unpaare chordale und eine paarige Somitenbucht unterscheiden kann. Alle drei kommunizieren anfangs durch breite Pforten mit der Urdarmhöhle (*dh*) (Fig. B, C), später aber trennen sie sich davon ab, und zwar derart, dass sich zuerst die beiden Somitenhöhlen röhrenartig abschliessen, worauf die Chordaplatte dasselbe wiederholt, nachdem sie mit den unter ihr zum definitiven Darmschlauch zusammenwachsenden Rändern des Darmblattes in eine vorübergehende Verbindung getreten ist (Fig. D).

logischen Baues eine einheitliche Bildung dar und steht schon dadurch zu den eigentlichen „Keimblättern" in bemerkenswertem Gegensatz. Als eine der ersten und wichtigsten Aufgaben fällt ihm die Bildung von Blutzellen zu; weiterhin entstehen aus ihm das Herz, die Gefässe, sowie die gesamte, in vielen Punkten an das „Mesenchym" (Zwischengewebe) der Wirbellosen erinnernde Stütz- und Bindesubstanz mit dem Korium, d. h. Bindegewebe, Fettgewebe, Knorpel und Knochen. Ferner sind noch zu erwähnen: die serösen Häute, die Muskulatur, sowie endlich der Harn- und Geschlechtsapparat.

Digitized by Google

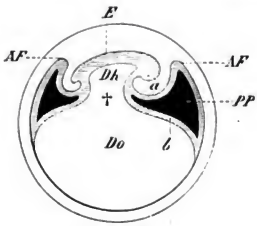


Fig. 8.

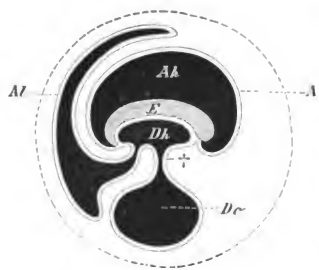


Fig. 9.

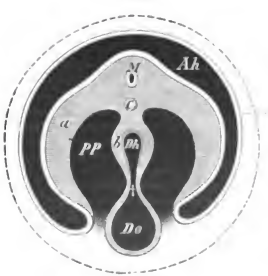


Fig. 10.

Fig. 8, 9, 10. Bildung des Körper- und Darmnabels. Schema. Fig. 8 und 9 stellen einen Längs-, Fig. 10 einen Querschnitt dar. *A* Amnion, *AF* Amnionfalte, *Ah* Amnionhöhle, *Al* Allantois, *a* und *b* Somato- und Splanchnopleura, *C* Chorda dorsalis, *Dh* Darmhöhle, *Do* Dottersack, *E* Embryo, *M* Medulla spinalis, *PP* Pleuroperitonealhöhle, † Ductus vitello-intestinalis.

Ein im Mesoderm entstehender grosser Spaltraum zerlegt dasselbe in eine parietale und in eine viszerale Schicht. Erstere bezeichnet man als Hautfaserblatt (Somatopleura), letztere als Darmfaserblatt (Splanchnopleura) (Fig. 5 und 6 *SoP*, *SpP*). Der die beiden Schichten trennende Spaltraum stellt die Körperhöhle, das **Cölom**, dar.

Der dorsale Bezirk des Mesoderms, welcher rechts und links entlang der Mittellinie liegt, zeigt schon in sehr früher embryonaler Zeit eine auf eine gegliederte Ahnform zurückweisende Gliederung oder **Segmentierung** in einzelne hintereinander liegende Abschnitte, welche man als Ursegmente, Urwirbel oder als Somiten bezeichnet. Diese Ursegmente enthalten das Material für den späteren Aufbau des Achsenskeletts, d. h. der Wirbelsäule, sowie der Rumpfmuskeln und eines Teiles des Urogenitalapparates. Jene Urgliederung ist von der erst später auftretenden Gliederung, wie sie sich im Aufbau der Wirbelsäule, der Rippen, der Spinalnerven etc. ausspricht, wohl zu unterscheiden. Der im Innern der Somiten befindliche Hohlraum hängt ursprünglich mit dem Archenteron zusammen und weist so auf eine primitive Segmentierung des letzteren zurück (Fig. 7, C, D). Später wird die Verbindung zwischen Archenteron und Somit gelöst (vergl. das Urogenitalsystem).

Die seitlich von den Ursegmenten liegenden Teile werden als Seitenplatten bezeichnet. Letztere zeigen nur bei Amphioxus, wo sich die

Digitized by Google

Segmentierung auf das ganze mittlere Keimblatt ausdehnt, eine metamere Gliederung; bei allen übrigen Wirbeltieren beschränkt sich die Segmentierung auf die Ursegmente.

In der Regel findet sich in einer gewissen Entwickelungsperiode auf dem dorsalen Pol des Eies eine verdickte, scheibenförmige Stelle, welche sich von der übrigen Eizirkumferenz mehr oder weniger deutlich abhebt. Dies ist die sogenannte Area embryonalis, d. h. die eigentliche Leibesanlage. Diese sinkt im Laufe der weiteren Entwickelung immer tiefer in die unterliegende Dottermasse ein und

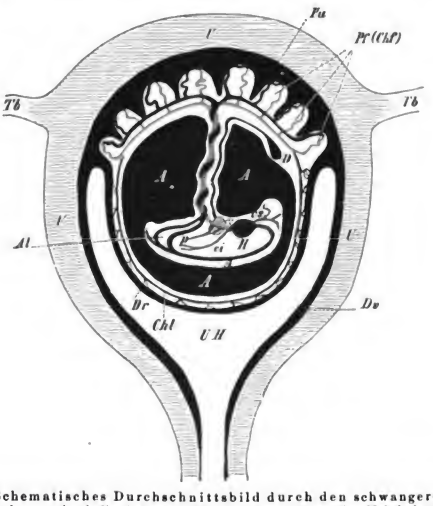


Fig. 11. Schematisches Durchschnittsbild durch den schwangeren Uterus des Menschen. *A, A* die Amnionhöhle, in welcher der an der Nabelschnur hängende Embryo sichtbar ist, *Al* Allantoisarterien (A. umbilicalis), *Ao* Aorta, *D* das rudimentäre Dotterbläschen, *ci* und *cs* Vena cava inferior und superior, *Chl* Chorion laeve, *Dr* Decidua reflexa, *Do* Decidua vera, *H* Herz, *p* Vena portarum, *Pf* Placenta foetalis (Chorion frondosum), *U* Uterus, *UH* Uterushöhle, *Tb, Tb* Tuben (Eileiter), † die von der Vena umbilicalis durchsetzte Leber.

differenziert sich durch die dadurch ringsum entstehenden Furchen immer schärfer von ihrer Umgebung. Die weitere Folge davon ist, dass die Verbindung der Leibesanlage mit dem ventral anhängenden Dottersack, d. h. der Ductus vitello-intestinalis, eine immer grössere Beschränkung erfährt, bis sie endlich nach Verbrauchung des gesamten Dottermaterials gänzlich schwindet (Fig. 8 *Do*, †, Fig. 9 und 10 bei †). Gleichzeitig treten bei höheren Wirbeltieren, nämlich bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren, nach aussen von den oben erwähnten Furchen Falten auf, welche man als Kopf-

Digitized by Google

Schwanz- und Seitenfalten bezeichnet. Diese erheben sich nun höher und höher, und indem sie endlich dorsalwärts miteinander zur Verschmelzung kommen, entsteht daraus ein häutiger, kuppelartig den Embryo überspannender Sack, das sogenannte **Amnion** oder die Schafhaut (Fig. 8 *AF*, Fig. 9 und 10 *A*, *A*, *Ah*, *Ah*). In diesem findet sich später eine Flüssigkeit (Liquor Amnii).

Auf Grund dieses im Sinne einer Schutzvorrichtung aufzufassenden Verhaltens pflegt man die genannten drei höheren Wirbeltierklassen als **Amnioten** den zwei niederen, d. h. den Fischen und Amphibien, bei welchen es zu keiner Amnionbildung kommt, als den **Anamnia** gegenüber zu stellen.

Wenn ich bisher den Dottersack als Nahrungsquelle des sich aufbauenden Leibes bezeichnet habe, so muss ich jetzt noch hinzufügen, dass derselbe, infolge eines auf seiner Oberfläche sich ausbreitenden Gefässnetzes, nebenbei auch als Atmungsorgan fungieren kann. Letzteres ist aber, abgesehen von den niedersten Gruppen der Säugetiere (Proto- und Metatheria), nur von vorübergehendem Bestande, da sehr frühe schon eine aus dem hinteren Darmabschnitt hervorgehende, gefässführende Ausstülpung an dessen Stelle tritt. Dieses neue Respirationsorgan, welches auch zur Aufnahme des Urnierenexkretes dient („embryonaler Harnsack"), wird **Allantois** genannt und ist auch schon bei Amphibien vorhanden, überschreitet aber hier die Körperhöhle des Embryo nicht. Bei Amnioten dagegen dehnt es sich bald mehr und mehr aus und kann sogar als schlauchartig gestaltete Blase, welche sich — den Gasaustausch vermittelnd — bei Reptilien, Vögeln und Monotremen der Eischalen-Innenfläche eng anlegt, den Embryo ganz umwachsen. Später, wann sich die Embryonal-Entwickelung ihrem Abschluss nähert, geht die Allantois eine allmähliche Rückbildung ein.

Bei den höheren Mammalia (Eutheria) kommt es, wie in einem späteren, die Beziehungen zwischen Mutter und Frucht behandelnden Kapitel näher ausgeführt werden soll, weiterhin noch zu einer Blutverbindung zwischen Mutter und Frucht. Es wachsen nämlich Gefässe des Fetus in das Gewebe der Gebärmutter hinein, treten dort zum Blutsystem der Mutter in die allerinnigste Beziehung und vermitteln so die Ernährung und die Respiration der Frucht.

Während der im vorstehenden geschilderten Entwickelungsvorgänge sind infolge weiterer Faltungs- und Abschnürungsprozesse einstweilen auch das **Neuralrohr**, das **Viszeralrohr** und die zwischen beide sich einschiebende, oben schon erwähnte **Rückensaite** (Chorda dorsalis) aufgetreten. Alle drei Gebilde liegen streng median, genau in der Längsachse des Körpers, was zur Folge hat, dass letzterer sowohl im Median- wie im Querschnitt jene zwei, durch die Chorda voneinander geschiedenen Röhren und zugleich einen bilateral symmetrischen Aufbau erkennen lässt (Fig. 12).

Das Neuralrohr umschliesst das Rückenmark und das Gehirn, welche beide als zentrales Nervensystem dem peripheren gegenüber gestellt werden. Das Viszeralrohr (Cölom), welches später durch die in den fleischigen Leibesdecken entstehenden Rippen eine weitere Festigung erfahren kann, enthält die Eingeweide. Die Rippen, welche elastische, bogenförmig verlaufende Spangen darstellen, stehen mit der auf Grundlage der Chorda dorsalis sich aufbauenden

Digitized by Google

knorpeligen oder knöchernen Wirbelsäule in Gelenkverbindung, und eine grössere oder geringere Zahl derselben kann in der ventralen Mittellinie das sogenannte Brustbein erreichen, wodurch die Ringform der Rippenbogen eine vollständige wird.

Das sich erweiternde Vorderende des Neural- und Viszeralrohres tritt dadurch in nächste Beziehung zur Aussenwelt, dass sich im Bereich des ersteren die höheren Sinnesorgane und das Gehirn, d. h. der Sitz der höheren geistigen Funktionen, des Intellektes, in letzterem gewisse Vorrichtungen zur Nahrungsaufnahme und Atmung entwickeln.

Man bezeichnet diesen Körperabschnitt als den Kopf, an welchen sich weiter nach hinten der Hals[1]) und der Rumpf anschliessen. In den

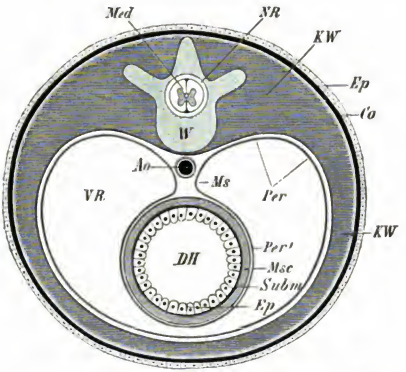


Fig. 12. Querschnitt durch den Wirbeltierkörper, schematisch. *Ao* Aorta, *Co* Corium oder Kutis, *DH* Darmhöhle von einem Epithel (*Ep*) ausgekleidet, *Ep* Epidermis, *KW* Körperwand (Somatopleura), *Med* Medulla spinalis mit seiner weissen und grauen Substanz, *Ms* Mesenterium, *Msc* Muskulatur des Darmes, *NR* Neuralrohr, *Per* Parietales-, *Per*¹ Viscerales Bauchfell (Peritoneum), *Subm* Submucosa des Darmes, *RV* Visceralrohr, *W* Wirbelsäule.

hinteren Bereich des Rumpfes fallen die Ausführungsgänge des Darmes und des Urogenitalapparates. Der hinterste, keine Leibeshöhle mehr umschliessende Körperabschnitt führt den Namen Schwanz. Hals und Rumpf fasst man als Stamm zusammen und stellt ihm die von ihm auswachsenden Gliedmassen als Appendikulär-Organe gegenüber.

Die systematische Zoologie hat auf Grund der verwandtschaftlichen Beziehungen der Tiere zueinander dieselben in gewisse Abteilungen und Unterabteilungen gebracht, die man als Klassen,

[1]) Bei niederen Vertebraten, wie z. B. bei Fischen, zeigt sich der Hals noch nicht differenziert.

Digitized by Google

Ordnungen, Unterordnungen, Familien, Gattungen und Arten bezeichnet. Es mag am Platze sein, die Hauptvertreter der grösseren Gruppen, soweit sie sich auf die jetzt lebenden Wirbeltiere beziehen, kurz zu betrachten.

I. Acrania (Lanzettfische)

Amphioxus.

II. Craniota

A) **Anamnia** (ohne Amnion)

Gnathosthomata

Ichthyopsiden

1. Pisces:
   - Cyclostomata (Rundmäuler), Myxinoiden (Myxine und Bdellostoma) und Petromyzonten.
   - Selachii, **a**) Squalidae (Haie), **b**) Rajidae (Rochen), **c**) Chimaeren (Holocephala)
   - Ganoidei, **a**) Knorpelganoiden (Acipenser, Skaphirhynchus, Polyodon), **b**) Knochenganoiden (Polypterus, Calamoichthys, Lepidosteus, Amia),
   - Teleostei (Physostomi (mit offenem —) und Aphysostomi (mit geschlossenem Verbindungsgang zwischen Vorderdarm und Schwimmblase).
2. Dipnoi:
   - [Monopneumones (Ceratodus) und Dipneumones (Protopterus und Lepidosiren).]
3. Amphibia:
   - Urodela oder geschwänzte Amphibien (Perennibranchiata s. Ichthyoden, Caducibranchiata = Derotremata, Salamandrina),
   - Gymnophiona (fusslose Schleichenlurche),
   - Anura oder ungeschwänzte Amphibien (Frösche, Kröten).

B) **Amniota** (Vertebraten, welche während der Fetalzeit ein Amnion entwickeln).

Sauropsiden

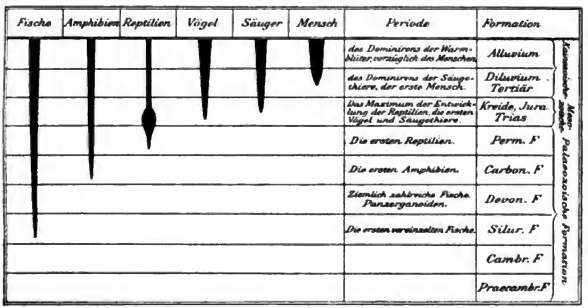
1. Reptilia:
   - Rhynchocephalen (Hatteria)
   - Saurier (Echsen)
   - Ophidier (Schlangen)
   - Chelonier (Schildkröten)
   - Krokodile.
2. Aves:
   - Ratitae (Laufvögel)
   - Carinatae (Flugvögel).

Mammalia

- Prototheria s. Ornithodelphia (Kloakentiere oder Monotremata, ovipar, Ornithorhynchus und Echidna).
- Metatheria s. Didelphia (Marsupialia, Beuteltiere).
- Eutheria s. Monodelphia (Insectivora, Carnivora, Edentata, Rodentia, Chiroptera, Cetacea, Ungulata, Hyracoidea, Proboscidea, Sirenia, Prosimiae, Simiae, Homo).

Digitized by Google

Übersicht über die Entwickelung der Wirbeltiere in den geologischen Zeitaltern [1]).



1) Zugrunde gelegt ist die Darstellung von H. Credner.

Digitized by Google

Spezieller Teil.

A. Integument.

Die **äussere Haut** besteht aus einer oberflächlichen, dem äusseren und aus einer tiefen, dem mittleren Keimblatt entstammenden Schicht. Erstere ist die **Epidermis** (Oberhaut), letztere das **Korium** (Lederhaut oder Kutis). An der Epidermis kann man wieder zwei Hauptschichten unterscheiden, eine höhere (Stratum corneum) und eine tiefere (Stratum germinativum, Malpighii). Letztere bildet den Ausgangspunkt für die sogenannten Haut- oder Integumentalorgane, d. h. für Horngebilde (Haare, Nägel, Borsten etc.) einer- und für Drüsen (Talg-Schweissdrüsen und ihre Modifikationen) andererseits. Ferner sorgt das Stratum germinativum für immerwährende Regeneration der an ihrer freien Oberfläche einem stetigen Verfall unterliegenden Hornschicht, und endlich differenzieren sich aus ihr in embryonaler Zeit die perzipierenden Elemente der Sinnesorgane.

Die im wesentlichen als stützendes Element fungierende Lederhaut ist in der Regel derber, dicker und besitzt ein festeres Gefüge als die Oberhaut. Sie besteht aus bindegewebigen, elastischen und kontraktilen, d. h. glatten Muskel-Fasern und grenzt sich nach der Tiefe, gegen das mehr oder weniger Fett führende Unterhautbindegewebe (Tela subcutanea) meist nicht scharf ab. Gegen die Epidermis zu kann die Lederhaut mannigfache Erhebungen („Pars papillaris" corii) erzeugen, welche namentlich bei höheren Typen eine weite Verbreitung und reiche Ausgestaltung erfahren. Abgesehen von den von der Epidermis aus sich einsenkenden Horngebilden und Drüsen kann die Haut auch noch Gefässe, Nerven und Knochenbildungen führen. Farbzellen, bezw. freies Pigment kommen sowohl im Korium als in der Epidermis vor. Bei den Farbzellen (Chromatophoren), die als modifizierte Bindegewebszellen zu betrachten sind, kann eine unter dem Einfluss des Nervensystems stehende, zeitweise Verschiebung des Pigmentes innerhalb des Zellprotoplasmas eintreten.

Fische und Dipnoër.

Bei Amphioxus findet sich im Larvenstadium (Gastrula) auf der freien Epidermisfläche ein Wimperkleid, das wir unzweifelhaft als ein Erbstück von wirbellosen Vorfahren zu betrachten haben. Vielleicht ist der gestrichelte Kutikularsaum, wie er bei zahlreichen

Digitized by Google

anderen Fischen, z. B. bei Cyclostomen, Teleostiern[1]), Dipnoërn und, wie ich gleich hinzufügen will, auch noch bei Amphibienlarven, an der obersten Epidermislage vorkommt, in demselben Sinne zu deuten. (Fig. 13).

Die meist aus vielen Zell-Lagen bestehende Epidermis zeigt einen sehr polymorphen, nach verschiedenen Fischgruppen stark wechselnden Charakter. Verhornungen an der freien Oberfläche kommen namentlich bei Teleostiern in weiter Verbreitung an dem Teil der Schuppe vor, welcher von der Nachbarschuppe ungedeckt bleibt. Allenthalben finden sich aus dem Korium in die Epidermis einwandernde Lymphzellen, die z. T. auch als Farbstoffträger fungieren können. Das Korium baut sich aus wagrechten und senkrechten Bindegewebsschichten auf, woraus ein ziemlich regelmässiges, festes Gefüge entsteht.

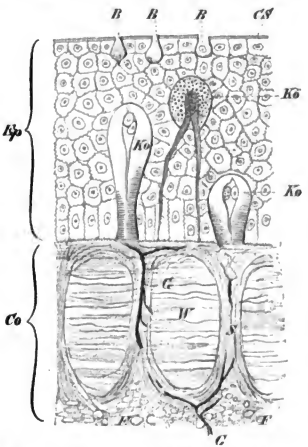


Fig. 13. Durchschnitt durch die Fischhaut, kombiniertes Bild. *B*, *B* Schleimzellen, *Co* Korium, *CS* Kutikularsaum, *Ep* Epidermis, *F* Subkutanes Fett, *G* Gefässe, welche in den senkrechten Bindegewebszügen (*S*) verlaufen, *Ko* Kolbenzellen, *Kö* Körnerzellen, *W* Wagrechte Bindegewebszüge des Koriums.

Als drüsige, bezw. schleimbildende Organe dienen verschiedene Zellen, die man schlechtweg als Schleimzellen, als Körner-[2]) (Petromyzonten), Blasen- und Fadenzellen (Myxinoiden), und als Kolben- oder Becherzellen (Knochenfische) bezeichnet.

An jeder Körperseite verläuft bei Myxinoiden eine einfache Reihe von über 100 sogen. Schleimsäcken. Sie sind als Einstülpungen der Epidermis zu betrachten, beginnen etwas hinter dem Kopf und endigen am Schwanz hinter der Kloake. Es sind dies die von Anders Retzius entdeckten Schleimdrüsen, welche ihr Sekret jederseits am Bauch entleeren. Über das histologische Verhalten des für die Myxinoiden charakteristischen Hautschleimes vergl. G. Retzius.

Als durch besondere Drüsenapparate charakterisierte Körperstellen sind ferner die Kopulationsorgane männlicher Haifische, sowie die Kiemendeckel- und Rückenflossengegend gewisser Knochenfische zu erwähnen. Im ersten Falle steht das betreffende

---

[1]) Bei Teleostiern kommt da und dort in sehr frühen Entwickelungsstadien (gefurchte Eier) sogar noch ein freies Wimperkleid vor.

[2]) Die mit eigentümlichen Fortsätzen versehenen Körnerzellen werden von manchen Seiten für Ganglienzellen erklärt. Sicheres darüber ist nicht bekannt.

Digitized by Google

Organ zum Kopulationsakt in Beziehung, im letzteren handelt es sich um einen zum Angriff oder zur Verteidigung dienenden Giftapparat. Die der Epidermis entstammenden, giftsezernierenden Drüsenzellen liegen in ausgehöhlten Knochenstacheln, welche von einer bindegewebigen Scheide umschlossen werden. Solche Giftorgane können auch im Bereich der Brust- und Afterflosse vorkommen.

Bei den betreffenden Fischen handelt es sich um verhältnismässig kleine Formen mit wohlschmeckendem Fleisch, und unter diesen besitzen stets wieder die kleinsten die stärksten Giftapparate. Die weitaus grösste Zahl gehört zu der Gruppe der Acanthopterygii, und zwar handelt es sich dabei meist um Bewohner der gemässigten oder warmen Meereszonen. Im süssen Wasser scheinen die Giftorgane sich zurückzubilden, resp. ganz zu verschwinden (Perca fluviatilis, Cottus). Ohne Zweifel wird sich bei einschlägigen Untersuchungen die Verbreitung von Giftapparaten in der Reihe der Fische als eine viel grössere herausstellen, als man bis jetzt annimmt[1]).

Jene, im Bereich des Integumentes liegenden, auf Kopf, Rumpf und Schwanz verteilten Organe, die man früher als „Nebenaugen" bezeichnete, und die sich später als Leuchtorgane herausgestellt haben, finden sich bei verschiedenen Fischen und Fischgruppen. So z. B. unter den Selachiern bei den Spinacidae[2]) und unter den Teleostiern bei Scopelinen, Chauliodus, Argyropelecus u. a. Hinsichtlich ihres Baues unterscheidet man erstens einen sogenannten Leuchtkörper und zweitens einen Reflektor. Ersterer besteht aus einer Hüllen-, Pigment- und Flitterschicht, sowie aus dem das Leuchten erzeugenden Drüsenzellhaufen. Der Reflektor dagegen wird gebildet: aus einer hohlspiegelartigen Flitterschicht mit dahinterliegendem Pigment, dem Linsenkörper und einem durchsichtigen, vor der hohlspiegelartigen Flitterschicht liegenden Gallertkörper.

Die oben erwähnten Drüsenzellhaufen werden von netzartig angeordneten Bindegewebsfasern durchzogen, welche als Träger der eintretenden Blutgefässe und Nerven dienen. Diese, deren letzte Endigungen bis jetzt nicht bekannt sind, stammen aus dem Trigeminus, Facialis und den Spinalnerven. (Vergl. die Arbeiten von Brandes, Emery, Ussow und Handrick)[3]).

---

1) Vergl. die Arbeit von A. Porta, wo Giftdrüsen bei Trygonidae, Myliobatidae, Muraenoidei, Percidae und Trachinidae beschrieben sind.

2) Bei Laemargus rostratus ist der beinahe reife Embryo reicher mit Leuchtorganen versehen, als das erwachsene Tier, dessen Organe also in gewissem Sinne als rudimentär gelten können.

3) Ein grosser Teil der Tiefseefische ist durch seine Phosphoreszenz ausgezeichnet. Bei manchen umsäumen die Leuchtorgane, als Blendlaternen mit Hohlspiegeln und Linsen ausgestattet, die Seitenteile des Körpers und den Bauch, während andere Fische als Diogenesse der Tiefsee ihre Glühlämpchen am Kopfe und auf dem Unterkiefer tragen. Selbst die Region vor der Schwanzflosse und die Schwanzspitze können als Träger von Leuchtorganen erscheinen (Chun). — Zuweilen sitzen die Leuchtorgane auf einer von der Stirne sich erhebenden, oder auch von der ausgezogenen Schnauzenspitze ausgehenden schlanken Rute, deren Ende sich zu einem Knopfe verdickt. Sehr wahrscheinlich dienen alle diese Lichtquellen zur Anlockung von Beutetieren.

Nach R. Burckhardt sind die Leuchtorgane der Fische, ohne jemals sensorische Funktionen zu verrichten, von einer plakodenartigen Urform abzuleiten und insofern als der Augenlinse analoge, umgewandelte Ursinnesorgane aufzufassen. B. hat ferner darauf hingewiesen, dass auch im frühesten Verhalten der Linsenanlage („Sehplakode") und der

Digitized by Google

Eine wichtige Rolle spielen einzellige und mehrzellige, sehr einfach gebaute Hautdrüsen bei Protopterus annectens, dem afrikanischen Lungenfisch, welcher sich zur regenlosen Zeit tief in den Schlammgrund einbohrt und dann eine Art von Sommerschlaf hält. Während dieser Periode wird seine ursprünglich auf eine feuchte Umgebung berechnete Haut durch ein firnisartiges Hautsekret, welches einen förmlichen Kokon erzeugt, vor Austrocknung geschützt.

Pigmentzellen, die, wie bereits erwähnt, unter dem Einfluss des Nervensystems stehen und einen Farbenwechsel veranlassen können, finden sich bald in beiden Hautschichten, bald nur in einer derselben, wie z. B. in der Epidermis. Es handelt sich dabei um Anpassungen an die Unterlage (Pleuronectes u. a.). Da und dort tritt zur Paarungszeit ein „Hochzeitskleid" auf (Blennius), oder macht sich der Farbwechsel nach stattgehabtem Kampf mit Rivalen in farbenprächtigster Weise bemerkbar (Stichling). Wieder in anderen Fällen kommt es während der Paarungszeit zu einem Hautausschlag, wovon in dem Kapitel über die Hautsinnesorgane die Rede sein wird.

Der Besitz von Schuppen kann, je nachdem dieselben Prominenzen an der Oberfläche bilden oder nicht, die Oberhaut in der Art ihrer Schichtenbildung beeinflussen. Sämtliche Schuppen entstehen als knöcherne Gebilde im Korium und werden uns beim Hautskelett wieder beschäftigen.

Amphibien.

Die Epidermis der Amphibien ist mit derjenigen der Fische nicht direkt vergleichbar, denn es fehlen ihr fast alle jene für die Fischhaut so charakteristischen Zellformen. Dazu kommt, dass die Epidermis der Larven völlig verschieden ist von derjenigen des ausgebildeten Tieres. Eine Lederhaut tritt erst später auf. Die Oberhaut einer Amphibienlarve ist zunächst einschichtig, dann zweischichtig. Die oberflächliche Lage besitzt einen Wimper-, bezw. gestrichelten Kutikularsaum[1]) und stellt eine Deckschicht dar, die während des Larvenlebens als solche erhalten bleibt. Die tiefere Lage dagegen erleidet vielfache Umbildungen; sie wird mehrschichtig und liefert u. a. Ersatz für die vielfach sich abstossenden Deckzellen. Nirgends trifft man jene kleinen Schleim- und Becher-

Anlage des Geruchsorgans („Riechplakode") zum Zentralnervensystem eine unverkennbare Homodynamie besteht, die sie als morphologisch gleichwertige Organe dokumentiert. (Vergl. auch die in der Literatur des Sehorgans aufgeführten Arbeiten von Béraneck und Schaper).

[1]) Bei Salamander-Larven ist das Flimmerepithel in der Haut weit verbreitet. Es findet sich namentlich im Bereich des Kopfes, wie z. B. um die äussere Nasenöffnung herum, in der Randzone der Kornea, auf der Stirngegend, am Kieferrand, im Bereich der Kiemen etc. Auch am Rumpfe kommt es vor, so z. B. hinter der Ansatzstelle der beiden Extremitäten und auch an der Bauchwand. Unverkennbar existiert (wenigstens am Kopfe) eine genaue Beziehung zwischen der Anordnung der Flimmerzellen und der Hautsinnesorgane. Welcher Art aber diese Beziehungen sind, und welche physiologische Bedeutung jenen flimmernden Epithelstrecken in der Haut überhaupt zukommt, steht dahin.

Es sei nur noch erwähnt, dass die Wimpern zu dem gestrichelten Kutikular-Saum der oberflächlichen Epidermislage in engster Beziehung stehen (vergl. die Arbeit von Fischel).

Auch bei ganz jungen Anurenlarven kommt ein Flimmerkleid vor.

Digitized by Google

zellen, welche die Oberhaut der Fische und Dipnoër charakterisieren; auch Lymphzellen treten nur spärlich auf. Gleichwohl finden sich auch in der Amphibienhaut während der Dauer der Larvenperiode einzellige Drüsen, welche bei den Urodelen mit dem Namen der Leydig'schen Zellen bezeichnet werden. Auch bei Anurenlarven sind Zellen mit fadigem Inhalt und Sekreträumen beschrieben worden. — Später, unmittelbar vor der Metamorphose, kommt es in Anpassung an das Leben in der Luft und gänzlich unabhängig von den einzelligen Drüsen der Larven zur Ausbildung von komplizierten, mehrzelligen Drüsenanlagen von alveolärem Bau, die in ihrem massenhaften Auftreten ein charakteristisches Merkmal der Amphibienhaut darstellen[1]). Sie liegen teils einzeln, zerstreut, teils zu Gruppen vereinigt, welche bei Anuren vorzugsweise am Rücken, bei Urodelen aber in der Kopfnackengegend („Parotiden"), an den Rumpfseiten und im Bereich des Schwanzes (Spelerpes, Plethodon u. a.) angeordnet zu sein pflegen. Dabei herrschen nicht nur bedeutende Grössen-, sondern auch funktionelle Verschiedenheiten, die in einem verschiedenen Bau der Drüsenzellen ihren Ausdruck

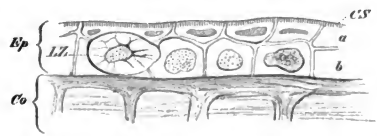


Fig. 14. Haut der Larve von Salamandra mac. *a* Stratum corneum —, *b* Stratum germinativum (Malpighii) der Epipermis, *Co* Korium, *CS* Gestrichelter Randsaum, *Ep* Epidermis, *LZ* Leydig'sche Zellen (einzellige Schleimdrüsen).

finden. Die Drüsen zerfallen in Schleim- und in (meist viel grössere) Giftdrüsen, welch letztere ein passives Verteidigungsmittel darstellen und sich im Bau von den ersteren in charakteristischer Weise unterscheiden[2]), doch kommen, wie es scheint, auch Übergangsformen vor[3]). Stets findet sich dabei eine Lage glatter Muskelzellen an ihrer Oberfläche (Fig. 15), und zugleich wird die gesamte Epidermis mit dem unterliegenden Korium durch zahlreiche glatte Muskelzüge aufs innigste verbunden. Man kann Konstriktoren und Dilatatoren unterscheiden.

Die Blutgefässe beschränken sich bei Anuren nicht auf das Korium, sondern dringen weit in die Epidermis hinein, und zwar beginnt diese auf die Bildung eines respiratorischen Gefässapparates der Haut abzielende Einwanderung der Kapillarschlingen schon vor der Larvenmetamorphose, steigert sich aber während der-

[1]) Schlauchdrüsen sind seltener. Sie finden sich am Daumenballen der Anuren, an den Haftscheiben und Gelenkballen des Laubfrosches, an den Zehenenden von Bufo variabilis, Alytes obstetricans, Salamandra atra, Triton, am Kopfe mehrerer Urodelen und an der Kloake der Urodelen.

[2]) Das Sekret der Giftdrüsen ist körnig, das der Schleimdrüsen hell.

[3]) Während der Sekretion und der Ausstossung des giftigen Sekrets findet eine Zerstörung der betr. Drüsen statt, und ihr Ersatz erfolgt durch Einrücken neuer kleinerer Drüsen vom Charakter der Glandulae muciparae. Diese bilden sich später in Giftdrüsen um.

Digitized by Google

selben ganz beträchtlich. Nach der Metamorphose findet wieder eine Reduktion der Gefässe statt. — Dies erklärt sich daraus, dass zur Zeit der Metamorphose die Kiemen als respiratorische Organe nicht mehr funktionieren, und dass die zur Larvenzeit bereits bestehende Lungenatmung nicht genügt. Es werden für diese Übergangsperiode somit Einrichtungen notwendig, welche vikariierend eintreten können. Dies wird erreicht durch die temporär gesteigerte Ausbildung jenes Blutgefässnetzes in der Haut. (Vergl. auch das Kapitel über die Respirationsorgane.)

Die Färbung der Amphibienhaut beruht in erster Linie auf den Chromatophoren (Melanophoren, Leukophoren, Xanthophoren) des Koriums. Sie können einen Farbwechsel veranlassen. Das Korium zeigt sich ähnlich geschichtet wie bei Fischen und ist

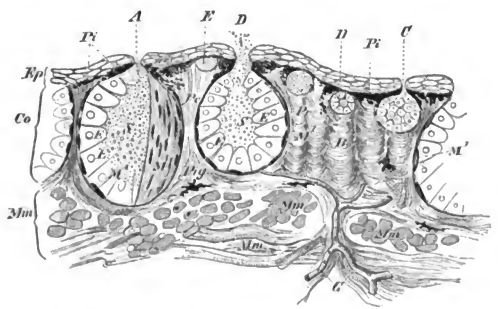


Fig. 15. Schnitt durch die Haut von Salamandra mac. (Erwachsenes Tier. *A, C, D* Verschieden grosse Hautdrüsen, *B* Stroma des Koriums *Co*, *E* Drüsenepithel. *Ep* Epidermis, *G* Blutgefässe, gegen das Korium aufsteigend, M^1 die einwärts von der Propria liegende Muskelschicht der Drüsen, *M* dieselbe von der Fläche gesehen. *Mm* Subkutane Muskelschicht, *Pr* Pigment im Korium, *Pr* Propria der Drüsen, *S* Drüsensekret.

im übrigen auch durch einen grossen Reichtum von glatten Muskeln, Blutgefässen und Nerven ausgezeichnet. Auch Kalkablagerungen oder gar förmliche Knochenbildungen (Ceratophrys dorsata) werden in der Lederhaut beobachtet, und, wie später (vergl. das Haut-Skelett) gezeigt werden soll, kommt es in der Reihe der Schleichenlurche (Amphibia apoda) selbst zu Schuppenbildungen.

Endlich sei noch des Verhornungsprozesses gedacht, welcher zur Zeit der Metamorphose an der Oberfläche des Amphibienkörpers Platz greift[1]), sich dabei namentlich über den Rücken erstreckt und welcher da und dort zur Bildung von Warzen, Höckern und Horn-

[1]) Ein vielschichtiges Stratum corneum bildet sich übrigens auch bei solchen Amphibien aus, welche zeitlebens im Wasser leben (Perennibranchiaten). Es ist also bei Caducibranchiaten nicht etwa direkt durch die Anpassung an das Leben in der Luft hervorgerufen, kann aber allerdings durch letzteres eine Steigerung erfahren (Tritonen).

Digitized by Google

zapfen, sowie an Fingern und Zehen zu krallenartigen Bildungen führen kann. Die Hornschicht der Amphibienhaut wird von Zeit zu Zeit abgestossen, und die „Häutung" erfolgt entweder in einzelnen Fetzen oder in toto, also nach Art des bei den Schlangen sogenannten „Natterhemdes".

Von den Hautsinnesorganen, welche ungleich früher auftreten als die Hautdrüsen und welche mit letzteren (entgegen der Annahme mancher Autoren) nicht das mindeste zu schaffen haben, wird später die Rede sein.

Reptilien.

Mit der Aufgabe des Wasserlebens hängt die völlig lufttrockene, bezw. an vielen Orten durch Luftgehalt charakterisierte (pneumatische) Beschaffenheit der Reptilien-Oberhaut zusammen. Hautdrüsen fehlen so gut wie ganz, und die Organe, welche man früher in diesem Sinne deuten zu können glaubte, die Schenkelporen der Eidechsen, sind als subkutane, schlauchartig verzweigte Hohlräume mit verhornenden, an der Mündung zapfenartig vorragenden Epidermiszellen erkannt worden, welche beim Kopulationsakt vielleicht als Haft- und Haltorgane eine Rolle spielen. Ob dieselben aus ursprünglichen Drüsen hervorgegangen zu denken sind, erscheint zweifelhaft.

Auf dem Rücken der Krokodile und Alligatoren, genau an der Grenze zwischen erster und zweiter Schuppenreihe, liegt jederseits unter der Haut eine Reihe von ca. 20 kleinen, rundlich-ovalen Drüsensäckchen, welche sich von der Nackengegend bis auf die Schwanzwurzel ausdehnen. Die physiologische Bedeutung ist nicht bekannt (Voeltzkow, Giacomini), und dasselbe gilt auch für die am Unterkiefer liegenden „Moschusdrüsen" der Krokodile[1]) sowie für die am Übergang vom Bauch- zum Rückenschild ausmündenden Hauteinstülpungen der Schildkröten.

Abgesehen von ihrer trockenen, drüsenarmen Beschaffenheit unterscheidet sich die Reptilienhaut von derjenigen der meisten Amphibien noch durch einen zweiten, wichtigen Punkt, nämlich durch den Besitz von Schuppen. Diese zerfallen in Hornschuppen und in knöcherne Hartgebilde, welch beide miteinander kombiniert vorkommen können. Bei allen Schuppenbildungen handelt es sich um eine Erhebung des Koriums, welches verkalken, bezw. verknöchern kann oder nicht. Im Fall dieses eintritt, besitzt auch die dadurch gebildete knöcherne Schuppe stets noch ihren epidermoidalen, z. T. verhornten und mit Oberhäutchen versehenen Epithelüberzug (Anguis). Im allgemeinen tritt der Verknöcherungsprozess des Integuments der epidermoidalen Hornsubstanz gegenüber weit in den Hintergrund.

Jene Kutispapille ist also stets das Primäre, und sie ist es, welche die Epidermis hügelartig hervortreibt. Gleichzeitig findet eine

---

[1]) Die „Moschusdrüsen" der Krokodile sind ausstülpbar und scheinen nur während der Brunstzeit zu funktionieren. Sie stehen unter Muskeleinfluss, und es handelt sich um kein eigentliches Drüsensekret, sondern um Auflösung der äusseren Zellen der Schleimschicht in einen dicken, nach Moschus riechenden Brei.

Digitized by Google

starke Wucherung des Epithels statt, und zwar anfangs in gleichmässiger, später aber, je nach der Ober- und Unterfläche der allmählich nach hinten sich umlegenden Schuppen, in verschiedener Weise [1]). Das Nähere ergibt sich aus der Fig. 16.

Wie bei Amphibien, so kommt es auch bei Reptilien zu einer periodischen Abstossung der obersten Lage der mehrfach geschichteten, verhornenden Epidermis, und zwar geschieht dies entweder nur fetzen-

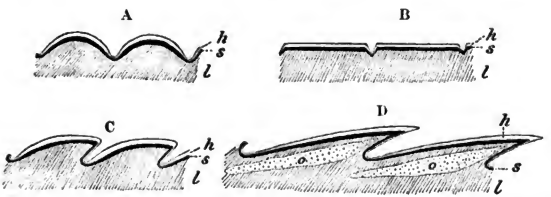


Fig. 16. Längsschnitte durch verschiedene Hautschuppen von Reptilien. Schemata. Nach J. E. V. Boas. A Körnerschuppen, B Schilder, C Schindelschuppen. D Ebensolche mit Verknöcherungen. *h* Hornschicht, *l* Korium, *o* Knochenplättchen, die sich im Korium entwickelt haben, *s* Stratum germinativum (Malpighii) der Epidermis.

weise, oder wird die betreffende Epidermisschicht in continuo umgestülpt (Schlangen), oder endlich kriechen die Tiere gleichsam wie aus einem Sack hervor (Eidechsen).

Die Hornsubstanzen können in der Reihe der Reptilien in den mannigfachsten Modifikationen, wie z. B. als Stacheln, Borsten, Leisten, Krallen, Höcker, Schienen und Schilder (Schildpatt [2]) der Schildkröten) auftreten, oder finden sich zu Büscheln angeordnete, kutikulare haarartige Bildungen, wie z. B. an der Unterfläche der Haftlappen der Ascalaboten-Zehen [3]).

Die Lederhaut besteht aus einer tieferen und höheren Schicht. Erstere baut sich aus straffen Bindegewebsbündeln auf, welche in der Regel auch hier, ähnlich wie bei Fischen und Amphibien, in rechtwinkelig sich kreuzenden Lamellensystemen angeordnet sind. Die höhere oder subepidermoidale Schicht zeigt ein lockeres Gefüge und führt ausser lockeren Bindegewebsfasern auch noch glatte Muskeln und ein Stratum pigmentosum, welch letzteres eine sehr verschiedene Ausbildung besitzt. Die Chromatophoren können, wie z. B. bei Chamäleon, in mehreren Lagen vorhanden sein. Ein mit somatischen und psychischen Affektionen in enger Verbindung stehender Farbenwechsel findet sich bei Chamäleonten,

1) Nicht alle Reptilien haben dachziegelartig sich deckende Schuppen. Bei vielen derselben, wie z. B. bei Krokodilen, wo sie zu unterliegenden Knochentafeln in enger Beziehung stehen, und bei Chamäleonten, sind dieselben einfache, durch Furchen getrennte Platten von verschiedener Grösse. Bei Schlangen ist die Deckung am besten ausgebildet.

2) Die einzelnen Hornplatten des Schildpatts sind von den unterliegenden Hautknochen unabhängig und zeigen auch eine andere Anordnung als letztere.

3) Ganz ähnlich gestaltet sich die „Saugscheibe" am Schwanzende des zur Geckonenfamilie gehörigen Lygodactylus picturatus (Tornier).

Digitized by Google

Ascalaboten, Schlangen, Schleichen und vielen anderen Reptilien.

Vögel.

Die Vogelhaut ist charakterisiert durch das Federkleid, sowie durch eine damit in engstem Konnex stehende sehr zarte, dünne Epidermis und Kutis, welch letztere aus regellos durchflochtenen Faserzügen besteht. Die über den letzten Kaudalwirbeln liegende Bürzeldrüse (Glandula uropygii) fehlt nur wenigen Vogelgruppen (Ratiten z. B.) und ist als ein erst bei den Vögeln sich ausbildendes und auf diese beschränktes Organ zu betrachten. Es dient zur Einfettung des Gefieders und zeigt sich dem entsprechend bei Wasservögeln in der Regel besonders stark ausgebildet. Eine zweite Drüse (Hauttalgdrüse) findet sich bei gewissen hühnerartigen Vögeln im Bereich des Gehörganges. Wenn man von diesen vereinzelten und inkonstanten Sekretionsorganen absieht, kann man die Vogelepidermis als drüsenlos bezeichnen. Charakteristisch aber für die Kutis ist ihr Reichtum an Sinnesorganen (Tastkolben)

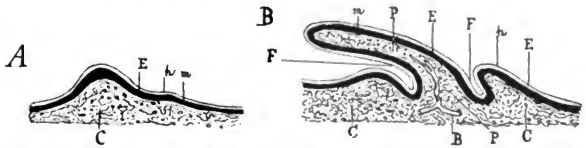


Fig. 17. Zwei Stadien der ersten Federentwickelung. Halbschematisch. *B* Blutgefäss, *C* Kutis, *E* wuchernde Epidermis, *F* Follikelanlage, *h* Hornschicht der Epidermis, *m* Stratum germinativum (Malpighii), *P* Pulpa der Papille.

und Muskelfasern, welche sich zum grossen Teil an die Federbälge ansetzen und so das Aufrichten, Sträuben der Federn zustande bringen (Arrectores plumarum).

Die Feder zeigt sich bereits in der Reptilschuppe angebahnt und stellt gleichsam nur eine weitere Fortbildung derselben dar. Beide sind also homologe Bildungen, und dies zeigt auch die Entwickelungsgeschichte.

Das wuchernde Kutisgewebe erzeugt eine leichte Vorragung der Haut, und gleichzeitig zeigt sich unter dem Einfluss derselben eine mehrfache Schichtenbildung der Epidermis. Die Erhebung nimmt zu, wird zapfenartig und beginnt an ihrer reich vaskularisierten Basis in das unterliegende Gewebe etwas einzusinken. Dadurch kommt es zur Bildung einer Art von Follikel, der sich später noch bedeutend vertieft (Fig. 17, 18).

Bald wird nun die Abgrenzung der Epithelschicht gegen die Kutispapille unregelmässig, und es tritt in der ersteren eine Art von Zerklüftung und Zerspaltung auf, so dass man jetzt auf einem Querschnitt das Pulpagewebe zwischen die einspringenden Epithelleisten oder -säulen weit gegen die Periphere vordringen sieht (Fig. 18, A).

Digitized by Google

Schliesslich differenzieren sich jene wuchernden Epithelleisten von der Spitze der Federpapille aus immer mehr von ihrer zelligen Umgebung und werden endlich nach dem Ausschlüpfen und nachdem die umgebende Hornschicht („Federscheide") abgeworfen worden ist, zu den freien Hornstrahlen der sogenannten Erstlingsdune (Pluma). Die Spitze der sich allmählich rückbildenden und aus dem Gebiet der Hornstrahlen gegen die Basis der Spule hinabziehenden Papille (Pulpa) bleibt nach wie vor von einer epidermoidalen, verhornenden Kappe überzogen, von welcher die obengenannten „Strahlen" entspringen, und welche man als Spule bezeichnet. Die Spule setzt sich in den Schaft fort, und von ihr aus entwickeln

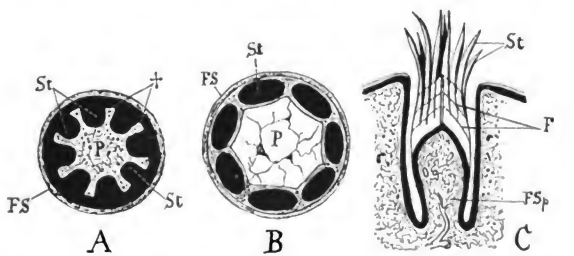


Fig. 18. A, B, C Drei Stadien der Entwickelung der Embryonaldune. Schematisch, mit Zugrundelegung der Abbildungen von Davies. A, B stellen Querschnitte dar. *P* Pulpa der Papille, welche in der Fig. A bei † gegen die Federscheide *FS* vorspringt und so zur Abspaltung der Dunenstrahlen *St, St* führt. Dies ist in Fig. B und C erreicht. In C sieht man halbschematisch dargestellt einen Längsschnitt. *F* Federseele, *FS* Follikel oder Federbalg, *FSp* Federspule, tief in den Follikel eingesenkt.

sich jene eigentümlichen hornigen, durch Luftschichten voneinander getrennten kegel- oder kappenartigen Bildungen, die man als „Federseele" bezeichnet[1]). Spule und Schaft bilden zusammen den Kiel.

Überlegt man noch einmal den Bildungsprozess, wie ich ihn soeben von der Dune entworfen habe, so kann darüber kein Zweifel bestehen, dass die ersten Entwickelungsstadien der Feder mit der Anlage der Reptilienschuppe übereinstimmen. Bei weiterer Fortbildung jedoch zeigt dann die Feder eine im Sinne einer Anpassungserscheinung zu deutende spezifische Differenzierung.

Jene in ihrem Einzelverhalten oft sehr verschiedenen Erstlingsdunen bildeten einst wahrscheinlich das primitive Federkleid der Vorfahren der heutigen Vögel, denn wenn sie auch noch nicht zum Fluge befähigten, so genügten sie doch sicherlich der wichtigen Aufgabe, welche in einer Schutzvorrichtung des warmblütigen Organismus gegen die Kälte bestand.

[1]) Bezüglich der feineren histologischen Details der Federentwickelung, wie namentlich auch der Farbe der Feder, verweise ich auf die vortreffliche Arbeit von R. M. Strong.

Digitized by Google

Bei manchen Vögeln persistiert der Charakter des weichen Dunengefieders grösstenteils das ganze Leben hindurch, so z. B. bei den Laufvögeln und unter diesen besonders bei den Kasuaren, doch ist auch hier eine Weiterdifferenzierung bereits angebahnt.

Die Dunen (Flaumfedern) werden meist von den Deckfedern überlagert. Ihre Fahne besteht aus lauter weichen und oft sehr langen Ästen, welche lange hakenlose Strahlen tragen. Der Schaft ist zart und oft völlig rudimentär, so dass die Äste buschartig vom Spulenende entspringen.

Von der Dune (Pluma) aus gibt es, wie bereits angedeutet wurde (Kräftigung des Schaftes etc.), ganz allmähliche Übergänge zu der zweiten Hauptform der Federn, den sogenannten Deck- oder Konturfedern (Pennae), an welche das Flugvermögen geknüpft ist. Die Deckfedern können im Fall besonders kräftiger Entwickelung bei Flugvögeln als Schwungfedern (Remiges) und Steuerfedern (Rectrices) ihre höchste Ausbildung erreichen. Diese nicht allein kräftigsten, sondern auch steifsten und meistens längsten Federn sitzen in sehr tiefen Federbälgen, die Schwungfedern in einer Reihe längs des lateralen Unterarmrandes und der Hand, die Steuerfedern in einer Querreihe am Ende des Schwanzes.

Die an jeder Seite der Konturfedern abgehenden Äste sind wieder mit je zwei Reihen von Strahlen besetzt. Die Äste zusammen mit dem Schaft bezeichnet man als Fahne (Vexillum). Im distalen Abschnitt der Feder[1]) sind die Äste steifer und mit verhältnismässig kurzen Strahlen versehen. Von diesen legt sich die vordere Reihe schräg über die Strahlen der hinteren Reihe des davorliegenden Astes. Der dadurch bewirkte feste Anschluss wird noch verstärkt durch feinste Häckchen, welche von den Strahlen der vorderen Reihe aus diejenigen der hinteren Reihe umgreifen.

Im proximalen Abschnitt der Fahne sind die Äste weicher und dünner, so dass dieser Federabschnitt, der von anderen Federn mehr oder weniger überdeckt wird, einen dunenartigen Charakter besitzt.

Es würde den Rahmen dieses Buches überschreiten, wollte ich auch noch auf die Entwickelung der Konturfeder genauer eingehen[2]) und es soll nur betont werden, dass es sich dabei im wesentlichen nur um eine weitere Ausbildung der Dune handelt. Wie bei letzterer, so ist auch bei der bleibenden Feder der Keim die direkte Fortsetzung des Grundes des Dunenfederkeimes. Ob es sich dabei aber um Erhaltung der alten Papille oder um Bildung einer neuen handelt, ist zweifelhaft.

Die Konturfedern sitzen meist nicht regellos über den Körper verteilt, sondern entspringen nur von gewissen Bezirken desselben, den sogenannten Federfluren (Pterylae). Diese zeigen eine regelmässige, wenn auch bei verschiedenen Vogelgruppen eine mehr

---

[1]) Dieser kann einen sehr beträchtlichen oder nur kleineren Teil der Gesamtfeder ausmachen.

[2]) Dasselbe gilt auch für die Entwickelung der borstenartigen Federn, wie sie bei manchen Vögeln auf dem Kopfe vorkommen, sowie der Federn auf den Schuppen, Schildern und Schienen, welche sich an den Läufen (Tarsus, Metatarsus, Phalangen) der Vögel in weiter Verbreitung und in verschiedener Ausbildung finden.

Digitized by Google

oder weniger verschiedene Anordnung (Rückenmitte, Aussenseite des Schenkels etc.). Die dazwischen liegenden Gebiete, die Raine, tragen Dunen [1]). Die Raine sind von den Deckfedern benachbarter Fluren überdeckt.

Fig. 19. Archaeopteryx lithographica. Aus dem Jura von Solenhofen. Nach Dames. Berliner Museum.

Der allen Vögeln zukommende, periodisch immer wiederkehrende Federwechsel, die sogenannte Mauserung, ist als ein von den

[1]) Nach der Auffassung gewisser Autoren würden die sogenannten Fadenfedern (eine besondere Form der Dunen) die letzten Reste aus einem phylogenetisch früheren Stadium darstellen, in welchem die Vögel eine mehr gleichmässige, aber reichere Befiederung besassen als jetzt. Jene Fadenfedern, welche einen verhältnismässig langen Schaft mit nur geringem, oft nur von einer einzigen Stelle entspringenden Strahlenkomplex besitzen, und wobei die Strahlen wieder mit Nebenstrahlen besetzt sein können, sollen sich im Lauf der Phylogenese einerseits in Kontur- andererseits in Dunenfedern differenziert haben.

Digitized by Google

Amphibien und Reptilien her vererbter, dem Häutungsprozess entsprechender Vorgang zu betrachten,

Es wird dabei nur die Hornfeder abgeworfen, während die Papille bestehen bleibt, um als Grundlage für die Neubildung einer folgenden Feder zu dienen. Letztere wiederholt in ihrem Wachstum den oben schon geschilderten Bildungsgang.

Wenn man erwägt, dass die Federn mit langem, zartem Schaft und einer Fahne, neben Dunengefieder schon in guter Ausbildung bei Vögeln der Jurazeit (Archaeopteryx) bestanden, so weist dies darauf hin, dass die Uranfänge der Feder noch in viel weiter zurückliegenden Erdepochen gesucht werden müssen (Fig. 19).

Was endlich die Farbe der Vogelfedern betrifft, so beruht sie entweder auf dem Vorhandensein von verschiedenfarbigem Pigment, wie rot, gelb, orange, schwarz und braun, oder auf Interferenzerscheinungen, wodurch weiss, grau, blau, der Metallglanz und irisierende Erscheinungen bedingt werden. Bei dieser zweiten Gruppe spielt, abgesehen von weiss, ein schwarzkörniges Pigment (Melanin) eine Rolle.

Säuger.

Wie die Schuppen für die Reptilien und das Gefieder für die Vögel, so bildet das Haarkleid (Pili) das charakteristische Merkmal für das Integument der Säugetiere, und man hat sie deshalb wohl auch als „Haartiere" bezeichnet. Es wird sich vor allem die Frage erheben, ob und in welcher Hinsicht etwa jene Bildungen auf einander zurückgeführt werden können? — Da ist nun gleich von vorne herein zu betonen, dass Übergangsformen nicht bekannt sind, wenn auch zugegeben werden muss, dass die Reptilschuppe der Feder ungleich näher steht als das Haar. Gleichwohl lassen sich aber auf Grund der Entwickelungsgeschichte die fehlenden Zwischenstufen insoweit ergänzen, dass Haar und Feder als aus einander ähnlichen, schuppenartigen Gebilden hervorgegangen beurteilt werden können. Für beide ist also trotz der in ihren Endpunkten so verschiedenen Gestaltungsweise ein gemeinsamer Ausgangspunkt anzunehmen. Mit anderen Worten: Haar und Feder stehen in den nächsten phylogenetischen Beziehungen zu den Hornschuppen der Reptilien [1]). Dabei darf man aber nicht etwa an eine Ableitung der Vögel von den Dinosauriern denken, wenn auch beide sehr wahrscheinlich einem gemeinschaftlichen Stamm entsprossen sind.

Die Entstehung der Haare setzt, wie ihre Verteilung und Gruppen-Stellung beweist, gewisse topographische Beziehungen zu den Schuppen voraus, d. h. die Haare müssen sich auf Grundlage eines ursprünglichen Schuppenkleides entwickelt haben. Auf, bezw. hinter den Schuppen haben sich also erst sekundär die Haare entwickelt und gelangten zu fortschreitender

[1]) Nach einer anderen Hypothese wären die Haare baulich und genetisch mit den Zähnen verwandt und von den Plakoidschuppen der Selachier abzuleiten.

Digitized by Google

Ausbildung, während die Schuppen sich allmählich zurückbildeten. Die Haare, die gruppenweise angeordnet sind, sind übrigens keinesfalls je einer ganzen Schuppe homolog, sondern entstehen aus Teilen des Schuppengebietes, während die Feder vielleicht (?) einer ganzen Schuppe entspricht.

Es kann wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, dass den aus primitiven, beschuppten Reptilien hervorgegangenen Ursäugern neben einer spärlichen Behaarung auch noch ein ausgedehntes Schuppenkleid zukam.

Die erste Anlage des Säugetier-Haares bezw. -Stachels geht in der Regel (beim Menschen immer) von der Epidermis aus und erinnert mehr oder weniger an die Anlage eines Hautsinnesorganes bei Fischen und wasserlebenden Amphibien. Auf Grund dessen werden von manchen Seiten (Maurer) jene Hautsinnesorgane der Amphibien als erster Ausgangspunkt für die Phylogenie der Haare betrachtet, d. h. letztere werden von jenen abgeleitet und an deren Rückbildung geknüpft. Zwischenstufen sind übrigens nicht nachzuweisen. Eine Erhebung der Epidermis an der betr. Stelle kann vorkommen, ist aber keine typische Erscheinung.

Wenn da und dort der Haarbildung die Entwickelung einer Kutispapille vorausgeht, so darf diese nicht etwa mit der Anlage der Haar-

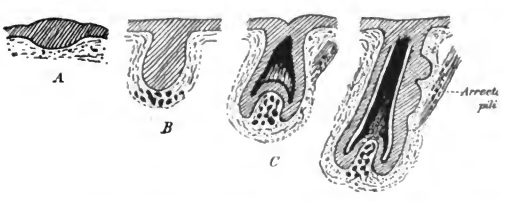


Fig. 20. Vier Stadien der Haarentwickelung, auf Grund der Darstellung von Ph. Stöhr, Schema. A Stadium des Haarkeimes (umfasst die ersten Vorgänge der Entwickelung). B Stadium des Haarzapfens (die epitheliale Haaranlage bildet einen deutlichen, in das Korium vorspringenden Zapfen). C Stadium des Bulbuszapfens (aus dem kolbenförmigen Ende des Zapfens bildet sich eine die Haarpapille umfassender Bulbus, an der Spitze beginnt der Haarkegel zu verhornen). D Stadium des Scheidenhaares (es lässt sich ein deutliches Haar unterscheiden, welches noch vollständig in den Scheiden steckt. Mit dem Durchbruch des Haares auf die freie Oberfläche erreicht dieses Stadium sein Ende).

papille verwechselt werden, da sich letztere erst später auf jener Kutispapille und zwar von der tieferen Epidermisschicht aus bildet. Somit ist auch in diesem Fall die Haaranlage prinzipiell die gleiche, d. h. epidermoidaler Natur.

Was den weiteren Gang der Haarentwickelung betrifft, so gestaltet er sich folgendermassen.

Eine nach der Tiefe sich erstreckende Epidermiswucherung (Haarkeim) wird von der Kutis umgeben, wodurch es ganz ähnlich, wie bei der Feder, zu einer Art von Tasche oder Follikel kommt

Digitized by Google

(Fig. 20, **A**, **B**). Weiterhin differenziert sich das ursprünglich einheitliche Zellgefüge des Haarkeimes in eine peripher e, sowie in eine zentrale Zone (Fig. 20, **C**), und man bezeichnet letztere als Haarzapfen, der sich weiterhin zum Bulbuszapfen differenziert. Dieser wird später zum Haarschaft mit einer Mark- und Rindenschicht, sowie zum Oberhäutchen (Cuticula) des Schaftes und zur sogenannten inneren Wurzelscheide. Aus der peripheren Zone geht die äussere Wurzelscheide hervor, und beide Scheiden sind genetisch auf das Stratum germinativum der Epidermis zurückzuführen, was auch für die später entstehenden Haarbalgdrüsen gilt (Fig. 20, **D**, und Fig. 21).

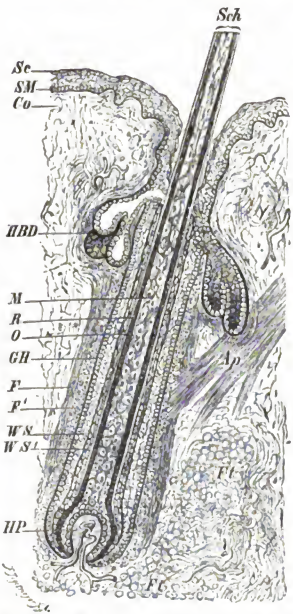


Fig. 21. Längsdurchschnitt durch ein Haar. Schematisch. *Ap* Arrectores pili, *Co* Korium, *F* Äussere Längs-, *F*^{1} Innere Querfaserschicht des Follikels, *Ft*, *Ft* Fettgewebe, *GH* Glashaut, welche zwischen der inneren und äusseren Haarscheide, d. h. zwischen der Wurzelscheide und dem Follikel liegt, *HBD* Haarbalgdrüsen, *HP* Haarpapille mit Gefässen im Innern, *M* Markschicht, *O* Oberhäutchen des Schaftes, *R* Rindenschicht, *Sc* Stratum corneum, *Sch* Haarschaft (Scapus pili), *SM* Stratum germinativum (Malpighii) der Epidermis, *WS*, *WS*^{1} Äussere und innere Wurzelscheide. Letztere reicht nur bis zur oder in die Nähe der Einmündung nach oben und hängt mit der Epidermis nie zusammen.

Die Basis des Haarschaftes (Scapus) verbreitert sich zum Haarknopf (Bulbus) und umwächst allmählich kappenartig die reich vaskularisierte Haarpapille (Fig. 20, **C**, **D**, und Fig. 21).

Wir unterscheiden also am Schaft 1. das Mark, 2. die Rinde und 3. das Oberhäutchen (Cuticula). Der wichtigste Teil ist stets das Mark, welches eine so verschiedene Entwickelung zeigt, dass darauf grösstenteils die Unterscheidung der Haare der einzelnen Tier-Spezies beruht. Die Farbe des Haares hängt von drei verschiedenen Momenten ab; einmal von der mehr oder weniger starken Anhäufung von Pigment in den Zellen der Rindenschicht, ferner vom Luftgehalt der Interzellular-Räume der Markschicht und endlich von der Oberflächenbeschaffenheit, ob rauh oder glatt.

Über die Art der Neubildung von Haaren in späteren Altersstadien ist noch keine Einigkeit erzielt, und man weiss nicht sicher, ob die Papille des ausfallenden Haares erhalten bleibt, oder ob mit dem neuen Haar eine neue Papille entsteht. Aus einer

Digitized by Google

primären Haaranlage soll durch spätere Teilung eine ganze Haargruppe hervorgehen können [1]).

Eine besondere Beachtung verdienen die durch quergestreifte Muskeln beherrschten, in der Regel durch besondere Grösse sich auszeichnenden Tasthaare [2]), deren Bälge von venösen, zwischen der äusseren und inneren Follikelschicht liegenden Bluträumen umgeben, und die mit sehr starken Nerven (N. trigeminus) versehen sind. Diese „Sinushaare" sind schwellkörperhaltig. Auch die gewöhnlichen Haare fungieren nebenbei als Sinnesorgane, denn auch sie sind stets gut innerviert, und dies gilt vor allem für nächtlich lebende Tiere. Die Borsten bilden die Übergangsstufe zu dem Stachelkleid, wie es manche Säugetiere charakterisiert.

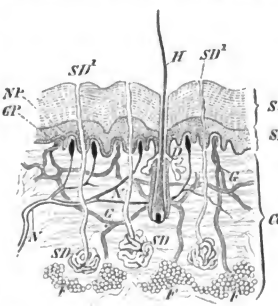


Fig. 22. Schnitt durch die Haut des Menschen. *Co* Korium, *D* Haarbalgdrüsen (Glandulae sebaceae), *F*, *F* Subkutanes Fett (Panniculus adiposus), *G* Gefässe im Korium, *GP* Gefässpapillen, *H* Haar, *N* Nerven im Korium, *NP* Nervenpapillen. *Se* Stratum corneum, *SD*, *SD* Schweissdrüsen mit ihren Ausführungsgängen, *SD*¹, *SD*¹. *SM* Stratum germinativum (Malpighii).

Wie die Federn nach sog. Fluren, so sind auch die Haare nach „Haarströmen" (Flumina pilorum) angeordnet. Häufig, wie z. B. beim Menschen, trifft man in embryonaler Zeit ein reichlicheres Haarkleid (Lanugo) als im späteren Leben. Dieser Umstand lässt ebensogut, wie dies für die sog. „Haarmenschen" gilt, auf eine Zeit schliessen, in welcher sich der Mensch durch ein ungleich stattlicheres Haarkleid ausgezeichnet haben muss, als heutzutage.

Die geringste Behaarung findet sich bei den Walen und den Sirenen, wo sie oft nur auf wenige Borsten (Sinushaare) in der Lippengegend (Zahnwale) oder Kinngegend (Balaenidae) beschränkt ist oder auch ganz fehlt. Bei manchen treten Haarbildungen nur noch

---

[1]) In der übergrossen Mehrzahl der Fälle scheint die Bildung der Ersatzhaare durch Neubildung auf der alten Papille stattzufinden. Nebenher erfolgt aber auch gar nicht selten während des ganzen Lebens eine Neubildung von Haaren von der Epidermis nach embryonalem Modus. Dabei kommt es zumeist zu einer frühzeitigen Lösung des jungen Haares, das auch nach der Lösung noch in die Länge wachsen kann. Von diesen sogenannten „Kolbenhaaren" („Schalthaare") dringen die Keime zur Bildung der ausgebildeten, kräftigen, markhaltigen Haare in die tiefsten Kutislagen und ins subkutane Gewebe vor. Wie bei dem totalen Ersatz der Haare in der ersten Lebenszeit erst die Ersatzhaare in das sich scharf abgrenzende subkutane Gewebe gelangen, so dringen auch nie die von der Epidermis aus neugebildeten Haare, sondern erst die sich nach deren frühzeitiger Lösung von der Papille entwickelnden Ersatzhaare in das sukutane Gewebe hinab (Spuler).

[2]) Die Tast- oder Spürhaare sitzen zumeist in der Lippen-, Augen- und Wangengegend, d. h. an den Stellen des Körpers, wo am frühesten die Behaarung auftritt, und von wo sie wahrscheinlich die Verbreitung über den ganzen Körper genommen hat. Schwindet die Behaarung später, wie z. B. bei der Anpassung an das Wasserleben, so sind es die Spürhaare, welche am längsten ausdauern (vergl. später die Cetaceen).

Digitized by Google

in fötaler Zeit[1]) auf, in welcher überhaupt die Übereinstimmung der äusseren Körperverhältnisse mit denjenigen gewöhnlicher Landsäugetiere noch viel mehr hervortritt, als später, wo sich die Anpassungserscheinungen ans Wasserleben auch in vielen andern Punkten bemerkbar machen.

Was den sogenannten Haarwechsel anbelangt, so handelt es sich dabei entweder um eine durch den Wechsel der Jahreszeiten bedingte Periodizität („Winter-" und „Sommerpelz"), oder besteht ein beständiger und in diesem Fall nicht auffälliger Haarwechsel.

Schuppenbildungen begegnet man an gut behaarten Körperteilen nur selten. Eine grosse Verbreitung haben sie am Schwanze der Mäusearten, der Spitzmäuse, des Bibers, der Beutler, des Ameisenbären usw., ferner an den Pfoten der Nager, Beutler, Insektenfresser u. v. a. Bezüglich der Schuppenrudimente des Menschen verweise ich auf die Sinnesorgane. — Auch andere Formen von Epidermisbildungen (Verhornungen) spielen bei den Säugern eine grosse Rolle. Dahin gehören die Nägel, Hufe, Klauen, Krallen, Hörner, Schwielen, die sehr verdickte Epidermis bei kahlen Cetaceen und haarlosen Dickhäutern, das Gesäss mancher Affen, die Borsten und Stacheln (Igel, Stachelschwein) und die Borsten der Wale, welche beim Grönlandwal jederzeit in der Zahl von nahezu 400 auftreten und eine Länge von 2,5 m erreichen können. Auch das Horn des Rhinozeros, welches aus einer Summe von haarartigen Hornfäden besteht, sei hier noch erwähnt.

Was speziell die Hornbekleidungen der Endglieder der Extremitäten betrifft[2]), so sind sie von so hervorragender Bedeutung, dass man auf Grund derselben die Säugetiere in **Unguiculata** und **Ungulata**, d. h. in Krallentiere und Huftiere, unterscheiden kann. Alle aber sind herzuleiten von einer einfachen Krallenform, wie sie sich bei Schildkröten, Krokodilen und Vögeln findet.

Dorsalwärts liegt die verhornte Nagelplatte, ventral davon das weichere Sohlenhorn (Krallensohle) und dazu kommt noch der Sohlenballen, der bei plantigraden Säugern eine hohe Bedeutung gewinnt. Wie sich alle diese Teile topographisch und nach ihrer verschiedenen Ausbildung, resp. Reduktion (Sohlenhorn beim Menschen z. B.) zueinander verhalten, ist aus der Fig. 23 zu ersehen.

Da, wo Pigment vorkommt, wie z. B. an der Schnauze vieler Tiere, an den Genitalien, der Brustwarze des Menschen etc.,

---

[1]) Bei den Sirenen kommt es in der Embryonalzeit ausser den später persistierenden Haupthaaren zur Anlage eines dichten Kleides von Beihaaren, von denen in älteren Embryonalstadien nichts mehr zu erkennen ist. Dennoch gehen diese rudimentären Haaranlagen nicht verloren, sondern wandeln sich in dichtgedrängte Epithelzapfen um, welche eine innige Verbindung mit der Kutis bewirken. Dass also früher bei den Sirenen ein dichtes Haarkleid existierte, kann keinem Zweifel unterliegen.

[2]) Den Endphalangen der Cetaceen fehlt eine Hornbekleidung, während in der Reihe der Sirenen bei Manatus Nagelbildungen, wenn auch in variabler resp. rudimentärer Form, noch vorkommen. Die Reduktion integumentaler Gebilde geht also bei Sirenen noch nicht so weit, wie bei Cetaceen. Die Epidermis der Cetaceen kann bis 5 mm dick werden, während ein eigentliches Korium, das sich scharf absetzt vom subkutanen Bindegewebe, resp. vom Panniculus adiposus, fehlt oder nur gering ausgebildet ist. Der mächtige Panniculus adiposus dient teils als Wärmeschutz, teils vermindert er das spezifische Gewicht des Tieres.

Digitized by Google

findet es sich, im Gegensatz zu den niederen Wirbeltieren, vorzugsweise in Zellen des Rete Malpighii, in das es übrigens in der Regel erst aus der Tiefe, d. h. vom Korium aus, das ebenfalls Pigment führen kann, einwandert. Im Korium selbst kann man eine höhere und tiefere Schicht (Pars papillaris und Pars reticularis) unterscheiden. Letztere verliert sich ganz allmählich in das subkutane Binde- und Fettgewebe (Panniculus adiposus). Im Korium, dessen Fasern sich, bei Mammalia, wie bei Vögeln, regellos durchflechten, liegen auch zahlreiche glatte Muskelfasern, welche sich zum grossen Teil als Arrectores pilorum an den Haarbälgen ansetzen. Sie finden sich aber auch unabhängig von den Haaren, wie z. B. am Skrotum, an den Zitzen etc.

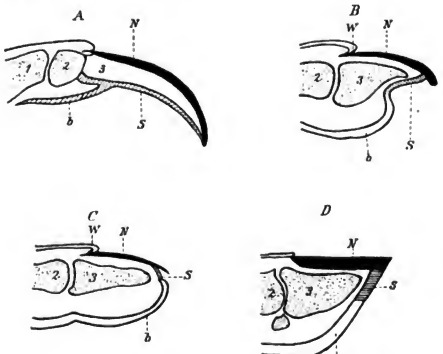


Fig. 23. Längsschnitt durch das Zehen- bezw. Fingerende A von Echidna, B von unguikulaten Säugern, C vom Menschen, D vom Pferd. Schemat. nach Gegenbaur und Boas. *1—3* Phalangen, *b* Zehen- oder Sohlenballen, *N* Nagelplatte, *S* Sohlenhorn, *W* Krallen- bezw. Nagelwall.

Bei weitaus der grössten Zahl der Säuger begegnet man auf der Vola manus und Planta pedis grösseren Prominenzen, die man als Ballen oder als Tori bezeichnet. Diese, eine bestimmte Anordnung (apikal, interdigital und proximal) zeigenden Ballen tragen Kutisfortsätze (Papillen) und zwar entweder unregelmässig oder in regelmässiger, gruppenweiser Anordnung (s. die Arbeiten H. H. Wilder). Sie reihen sich da und dort auf und bilden auf der Höhe der Ballen Leisten, welche sich zu Bogen und Wirbeln entfalten können (vergl. die Vola und Planta des Menschen).

Durch die grosse Zahl der Hautdrüsen, welche über das ganze Integument verbreitet sein können und die sich durch eine grosse Verschiedenartigkeit ihrer Sekrete nach Konsistenz, Zusammensetzung, Farbe und Geruch auszeichnen, stehen die Mammalia [1]) in schroffem

[1]) Nur bei den Cetaceen und Sirenen erfahren die Hautdrüsen aus naheliegenden Gründen eine starke Beschränkung. Ob sich Schweissdrüsen überhaupt noch in

Digitized by Google

Gegensatz zu Vögeln und Reptilien und schliessen sich andererseits viel mehr den Amphibien an. Die der Ausscheidung von Stoffwechselprodukten im allgemeinen, sowie der Produktion von Riechstoffen dienenden Drüsen zerfallen in schlauchförmige, bezw. knäuelartig gewundene und in alveoläre. Erstere, welche wohl von den Amphibien vererbt sind und welche einen das Epithel bedeckenden Muskelüberzug besitzen, werden in der Regel als Schweissdrüsen, letztere (eine Neuerwerbung der Mammalia) als Talgdrüsen bezeichnet, eine wegen der in ihr liegenden Beschränkung ungeeignete Bezeichnung. Von beiden finden sich die mannigfachsten Modifikationen und auch häufig örtliche Anhäufungen. So sind z. B. die Flotzmauldrüsen des Rindes und die Seitendrüsen der Spitzmäuse als umgebildete Schweissdrüsen aufzufassen, während die Glandulae praeputiales (z. T.) et tarsales (Meibomianae), sowie die Inguinaldrüsen gewisser Nager und die Gesichtsdrüsen der Fledermäuse in die Kategorie der Talgdrüsen (Glandulae sebaceae) gehören [1]). Die Talgdrüsen erscheinen nicht nur funktionell, sondern auch genetisch und phylogenetisch aufs engste mit den Haaren verknüpft [2]).

Auch die für die Säugetiere spezifischen **Milchdrüsen** sind als modifizierte Hautdrüsen monophyletischen Ursprungs zu betrachten, und zwar sind sie auf Knäueldrüsen, d. h. auf anfangs solide, schlanke und lange Einwucherungen des Stratum germinativum (Str. Malpighii) zurückzuführen; kurz, sie zeigen weitgehende Ähnlichkeiten mit den Schweissdrüsen und haben mit den ontogenetisch viel später entstehenden Talgdrüsen nichts zu schaffen. Gleichwohl sind sie nicht etwa als umgewandelte Schweissdrüsen aufzufassen, sondern beide sind als divergente Entwickelungsformen einer indifferenten Hautdrüse zu betrachten. Sehr beachtenswert ist übrigens die Tatsache, dass bei der Anlage des Drüsenfeldes auch Spuren junger Entwickelungsstadien von Haaren in Betracht kommen. Dieselben verschwinden allerdings später wieder, allein die mit ihnen verbundenen Talgdrüsen finden Anschluss an die Milchgänge (H. Eggeling).

---

der Embryonalzeit anlegen, ist zweifelhaft. Talgdrüsen finden sich noch spurweise bei Sirenen, deren Haut, wie bereits erwähnt, überhaupt noch nicht so stark modifiziert ist, wie diejenige der Cetaceen.

[1]) Hierher gehören unter vielen andern z. B. die Präputialdrüsen des Bibers und Moschustiers, sowie die unter Muskeleinfluss stehenden Analdrüsen, welch letztere einen solchen Umfang erreichen können, dass sie die Umgebung des Afters wulstig hervortreiben (Manis). Ihr Sekret ist von üblem Geruch und kann dem Verfolger zugespritzt werden (Stinktier). Ferner sind noch zu erwähnen die perinealen oder präskrotalen Zibetdrüsen von Viverra, welche ein aromatisches Sekret liefern, und endlich die auf der Schwanzwurzel liegende Violdrüse von Fuchs und Wolf. Bei den Ruminantia finden sich Drüsen vor den Augen, wo sie als sub- oder antorbitale Drüsen oder Drüsensäcke in einer Grube des Lacrimale liegen. Letztere wurde deshalb früher fälschlicherweise als „Tränengrube" bezeichnet. Drüsenanhäufungen existieren bei den verschiedensten Säugern ferner noch unter dem Auge, im Bereich des Maxillare, hinter den Ohren, in der Leistengegend und zwischen den Hufen (Klauendrüsen).

[2]) Echidna besitzt in der Kniekehle, Ornithorhynchus dorsal vom Hüftgelenk, neben der Wirbelsäule eine eigenartige, tubulöse Drüse (Sporndrüse oder Glandula femoralis). Dieselbe steht durch einen langen Ausführungsgang mit dem sogenannten „Sporn" in Verbindung, welcher einen Hornüberzug besitzt, unter Muskeleinfluss steht und am hinteren Teil des Tarsus befestigt ist. Über die Bedeutung dieses bei beiden Geschlechtern zur Anlage kommenden, beim Weibchen aber später sich rückbildenden Drüsenapparates fehlen sichere Nachrichten.

Digitized by Google

Potentiell können sich also Mammarorgane an jeder beliebigen Hautstelle entwickeln, allein tatsächlich sind sie, in Anpassung an eine möglichst günstige Brutpflege im Interesse der Mutter und der Jungen auf die ventrale Rumpfseite beschränkt.

Unter den Monotremen, welche eierlegend sind, wächst bei Echidna ein schon in der Embryonalzeit sich anlegender Brutbeutel, ein primitives Marsupium, zur Zeit der Fortpflanzung kräftig heran. Dieses Organ stellt eine tiefe, sackartig nach hinten (kaudalwärts) sich erstreckende, von einem Schliessmuskel beherrschte Einfaltung der Bauchhaut dar und besitzt an seiner lateralen Wand zwei, ebenfalls nur periodisch auftretende, Vertiefungen, die sog. Mammartaschen. Die Ränder der Mammartasche fallen mit den

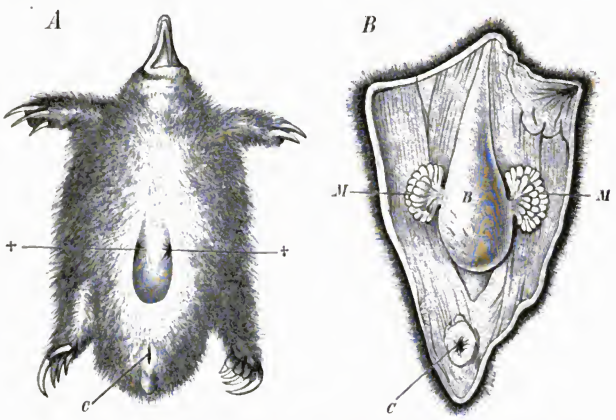


Fig. 24. A Unterseite eines brütenden Weibchens von Echidna hystrix. ++ Die zwei Haarbüschel in den Seitenfalten des Brutbeutels, von welchen das Sekret abtropft. B Rückseite der Bauchdecke eines brütenden Weibchens von Echidna hystrix. *C, C* Kloake. In den von starken Muskeln umgebenen Brutbeutel (*B*) mündet jederseits ein Büschel Milchdrüsen *M, M*. Nach W. Haacke.

lateralen Rändern des Brustbeutels zusammen, allein nur letzterer funktioniert als Behälter für das Ei sowie das ausgeschlüpfte Junge und tritt in weiterer Fortbildung bei Marsupialiern wieder auf. Der Grund für das erste Auftreten eines Brutbeutels liegt wohl in dem Bestreben der niedrigstehenden Warmblütler, dem Ei eine Brutstätte im Bereiche des eigenen Körpers zu bereiten.

Im Bereich der Mammartaschen münden die Ausführungsgänge des bei beiden Geschlechtern fast gleich mächtig entwickelten Mammarorganes zugleich mit den Haarbälgen aus, und man kann jene Stelle

Digitized by Google

deshalb als das vom übrigen Beutelbezirk scharf differenzierte Drüsenfeld bezeichnen.

Die Drüse selbst, welche bei Echidna aus langen, gewundenen, mehrfach verästelten, an ihren blinden Enden mit sackartigen Ausbauchungen versehenen Schläuchen besteht, sowie auch die Mammartaschen stehen unter dem Einfluss eines starken Hautmuskels, eines Musculus compressor, dessen Existenz um so notwendiger erscheint, als es bei Echidna noch so wenig als bei Ornithorhynchus zur Entwickelung von Zitzen kommt. Aber gesetzt auch, es wäre dies der Fall, so würde doch das Junge, welches erst innerhalb des Brutbeutels in noch sehr unentwickeltem Zustande die Eischale durchbricht, noch nicht imstande sein, eine Zitze (Papilla mammae) zu fassen und selbständig Saugbewegungen zu machen. Wie es aber unter den gegebenen Verhältnissen dennoch zum Genuss des ernährenden Drüsensekretes kommt, ob letzteres, wie behauptet wird, an zwei im Bereich der Mammartaschen gelegenen Haarbüscheln abtropft und dann hier vom Jungen abgeleckt wird, oder ob das Junge durch Ansaugen temporär eine Zitze formt, ist nicht mit Sicherheit bekannt (Fig. 24). Jener Beutel wächst später mit dem heranwachsenden Jungen solange weiter aus, bis letzteres eine Länge von 8—9 cm erreicht hat. Nach Beendigung der Brutpflege bildet er sich wieder zurück.

Über die Brutpflege des Ornithorhynchus, der seine Eier in einer Erdhöhle unterbringt, ist nichts Näheres bekannt, doch scheint es sicher zu stehen, dass es bei Ornithorhynchus zu keiner Zeit zu einer Beutelentwickelung kommt. Sollte ein Beutel in früheren phylogenetischen Entwickelungsstadien bestanden haben, so liesse sich sein etwaiger Verlust wohl durch die Anpassung an das Wasserleben erklären. In diesem Falle würde es sich also um sekundäre Abänderungen[1]) handeln.

Was die Genese des Marsupiums der Beutler betrifft, so haben die hierüber von Bresslau angestellten Untersuchungen zu folgendem Resultat geführt. Rings um die Zitze, resp. die Zitzentaschen[2]) bilden sich zunächst solide, ringleistenartige Wucherungen der Epidermis. Diese sinken später in die Tiefe, so dass eine Reihe von grubenartigen Vertiefungen entsteht, welche Bresslau als „Marsupiallinie" bezeichnet. Die einzelne Grube heisst „Marsupialtasche" (Fig. 25, *Z*, *Z* und *M*).

Indem nun die lateralen Ränder (Fig. 25 bei † †) eines Teiles der Marsupialtaschen miteinander zusammenfliessen, entstehen die Beutelfalten und dadurch das Marsupium selbst. Letzteres ist also in genetischer Beziehung keine einheitliche Bildung!

Die niedersten Formen der Marsupialer zeigen keine Spur eines Beutels und haben wahrscheinlich nie einen solchen besessen. Die

---

[1]) Die paarigen Milchdrüsen bei Ornithorhynchus sind mit ihren siebartigen Öffnungen auf zwei spindelartige Felder an der Bauchseite verteilt und sind hier von der Behaarung zugedeckt. Diese beiden Felderöffnungen sind von einer feinen Hautmuskulatur umgeben, die in der medialen Ebene der Bauchseite durch eine muskellose Lücke getrennt ist.

[2]) Über die phylogenetische Bedeutung der Zitzentaschen herrscht noch völliges Dunkel.

Digitized by Google

Homologie des Brutbeutels bei Echidna mit dem Marsupium der Beutler kann übrigens als sicher betrachtet werden.

Das Stadium der Marsupialtaschen kann sich bei verschiedenen Gruppen der Säuger in verschiedenem Grade der Ausbildung dauernd erhalten, wie z. B. bei den Manidae, Cerviden, Karnivoren

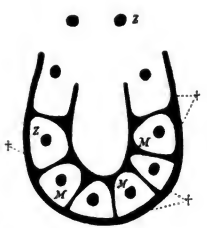


Fig. 25. Rekonstruktion der Beutelanlage von Didelphys marsupialis, auf Grund einer Querschnittserie. Nach Breaslau. *M*, *M* Marsupialtaschen, *Z*, *Z* Zitzen, bezw. Zitzentaschen (Mammaranlagen), †, † Laterale Zirkumferenz der Marsupialtaschen, welche zur Beutelbildung miteinander verschmelzen.

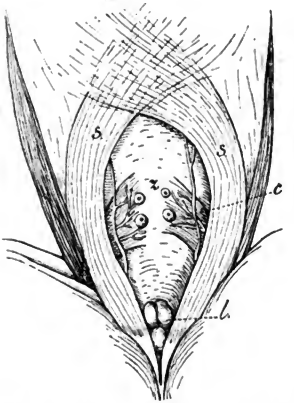


Fig. 26. Beutel von Thylacinus nach Entfernung der Haut. Nach Cunningham. *C* Compressor mammae (= Cremaster des ♂), überkreuzt durch Blutgefässe und den Nervus genito-cruralis. *l* Lymphdrüsen, *s* Sphincter marsupii, *z* Zitzen.

und Mäusen[1]). Bei letzteren persistiert die die Zitze bergende Tasche bis zum Eintritt der Laktation und wird dann erst zur Verlängerung der Zitze ausgestülpt. (Vergl. die Geschlechtsorgane der Säuger.)

Nun sind bezüglich des Modus der Zitzenbildung zwei Möglichkeiten denkbar. Entweder erhebt sich der die Zitzentasche begrenzende Kutiswall und bildet so eine, vom sogen. Strichkanal[2]) durchzogene Röhre, in deren Grund die eigentlichen Drüsenkanäle einmünden (Fig. 27 B), oder aber das Drüsenfeld erhebt sich zu einer Papille, während der Kutiswall zurücktritt. Im letzteren Fall (Fig. 27 A), welcher auf die Beutler, auf die Halbaffen, Affen und den Menschen Anwendung findet, handelt es sich also um eine

[1]) Die „Inguinalgruben" der Antilopen und Schafe haben mit Marsupialtaschen nichts zu schaffen. Es sind Faltungen der Haut mit lokaler Drüsenanhäufung.

[2]) Der Strichkanal selbst ist aber keineswegs mit einer persistierenden Zitzentaschenhöhle zu parallelisieren, sondern hat die Bedeutung eines Drüsenausführungsganges andrer Milchdrüsentypen.

Digitized by Google

Umstülpung der Zitzentasche, und die Zitze wäre somit eine sekundäre, im ersteren Fall dagegen, welcher die Karnivoren, Schweine, Pferde und Wiederkäuer betrifft, eine primäre Bildung. Letztere findet sich schon bei gewissen Beutlern (Phalangista vulpina) angebahnt und setzt sich von hier aus auf die Karnivoren fort (Gegenbaur).

Fig. 27. A Wahre und B Pseudozitze. Nach Gegenbaur.

Die Pferdezitze entspricht zwei aneinander gerückten Zitzen des Rindes, d. h. es werden ursprünglich zwei relativ entfernt voneinander liegende Mammartaschen angelegt, welche zusammenrücken und zwei Epithelsprossen den Ursprung geben.

Die Zitzen sind, wie z. B. bei Karnivoren und Schweinen, in zwei, nach der Leistengegend zu schwach konvergierenden, an der Bauch- und Brustgegend dahinziehenden Reihen angeordnet, oder sitzen in der Inguinalgegend, wie bei Ungulaten und Cetaceen. Sie können auch auf die Brustgegend beschränkt sein, wie bei gewissen Edentaten (Bradypus, Manis), Elefanten, Sirenen, manchen Halbaffen, Chiropteren (hier sitzen die Zitzen meist hinter der Achselgrube) und Primaten[1]).

Die Zahl der Zitzen schwankt bei den verschiedenen Säugetiergruppen zwischen 7—8 und einem Paar[2]); im allgemeinen aber richtet sie sich nach der Zahl der gleichzeitig erzeugten Jungen. Nicht selten begegnet man überzähligen oder accessorischen Brüsten oder Zitzen (Hypermastie und Hyperthelie), so z. B. bei Schafen und Bovinen[3]). Auch bei Cetaceen finden sich Andeutungen für eine ursprünglich grössere Zitzenzahl (bei Zahnwalen treten in der Fetalzeit noch acht auf, von welchen aber beim erwachsenen Weibchen nur noch eine, jederseits von der Vulva, persistiert), und für den Menschen hat sich im Laufe der Zeit hierüber eine ganze Literatur angesammelt. Wer sich dafür interessiert, wird in meinem Buch „Der Bau des Menschen, als Zeugnis für seine Vergangenheit" das nötige Material zusammengestellt finden, und ich kann mich deshalb hier auf folgende Notizen beschränken.

Die überzähligen Brüste, bezw. Zitzen kommen bei beiden Geschlechtern gleich häufig vor und liegen gewöhnlich ober- oder unterhalb der normalen, d. h. also ebenfalls an der Ventralseite des Rumpfes,

---

[1]) Bei platyrrhinen Affen kommen viel mehr Variationen vor als bei den katarrhinen. Bei Mäusen kann man zwei Gruppen von Milchdrüsen, eine pektorale und eine inguinale, unterscheiden. In der ersteren konvergieren die Zitzen beider Reihen nach vorne (kopfwärts), bei der letzteren nach hinten (gegen die Geschlechtsteile). Zwischen beiden liegt ein grosses drüsenloses Zwischenfeld. Bei manchen Fledermäusen finden sich neben den axillaren (pektoralen) Zitzen auch noch solche in der Schamgegend (Megaderma, Rhinolophus, Phyllorhina).

[2]) Centetes soll sogar 11 Paare besitzen.

[3]) Auch bei Rinds-, Schwein-, Schaf- und Reh-Embryonen ist eine embryonale Hypermastie und Hyperthelie nachgewiesen. Während aber beim Schwein, Schaf und Reh die Rückbildung in cranio-kaudaler Richtung erfolgt, beobachtet man beim Rind den umgekehrten Vorgang. Beim Schwein finden sich 10—16 brust- und bauchständige Zitzen.

Digitized by Google

und zwar, ganz ähnlich wie bei vielen Säugern, in zwei von der Axillar- gegen die Inguinalgegend zu konvergierenden Reihen.

Sie decken sich so in ihrer Anordnung aufs genaueste mit dem bei jedem menschlichen Embryo in einem gewissen Stadium nachweisbaren Befund, wonach sich auf jeder Seite je vier Mammarorgane ober- und unterhalb von den normalen anlegen. Es besteht also in der menschlichen Ontogenese die Anlage für eine normale Hypermastie, resp. Hyperthelie, und darin liegt eine Parallele mit der bei zahlreichen Säugetierembryonen nachgewiesenen sogenannten „Milchlinie" („Milchleiste"), einer Bildung, die man auf Grund der oben erwähnten Bresslau'schen Befunde an Marsupialiern als ein Marsupialtaschen-Rudiment („Marsupiallinie") bezeichnen könnte. Über die Zahl der Zitzen, resp. Milchdrüsen, sowie über das Vorkommen überzähliger Mammarorgane in der Reihe der Säugetiere vergl. die Zusammenstellung in der Arbeit von G. Schickele.

Bei den Männchen ist der Milchdrüsenapparat (Mamma virilis) rückgebildet, doch gehört es zu den gewöhnlichen Vorkommnissen, dass neugeborene und auch in der Pubertätszeit stehende Knaben wirkliche Milch, sogenannte „Hexenmilch", produzieren. Auch milchende Ziegenböcke und (kastrierte) Schafböcke sind mit Sicherheit konstatiert.

Rückblick.

Das Integument besteht aus zwei genetisch verschiedenen Schichten, einer ektodermalen = Epidermis und einer mesodermalen = Korium oder Kutis. Erstere, wesentlich aus Zellen bestehend, ist das spezifische Hautblatt, aus welchem alle jene Organe hervorgehen, welche man als „Integumentalorgane" bezeichnet (Drüsen, Horngebilde etc.). Das Korium, hauptsächlich aus Fasern sich aufbauend, hat im wesentlichen die Aufgabe, als stützendes Element zu fungieren. Dementsprechend ist es in der Regel dicker und fester gefügt als die Epidermis oder die Oberhaut. Neben der stützenden Funktion fällt dem Korium, welches nach abwärts an das sogen. Unterhautbindegewebe stösst, noch die Aufgabe zu, als Gefäss- und Nerventräger, sowie zur Aufnahme der von der Epidermis einwachsenden drüsigen und hornigen Gebilde zu dienen. Auch Knochenbildungen können in demselben auftreten. Farbzellen, bezw. freies Pigment, können sowohl in der Epidermis als im Korium vorkommen.

Entsprechend ihrer exponierten Lage reagiert die Haut ausserordentlich fein auf die Einflüsse der Umgebung, und auf Grund dieses Umstandes zeigt sie sich bei den verschiedenen Tiergruppen in sehr verschiedener Ausgestaltung.

Bei Fischen sowie auch bei Amphibien-Larven begegnet man da und dort noch einem primitiven, von den Vorfahren her vererbten Flimmerkleid, und hier wie dort senkt sich die Epidermis zu drüsigen Organen in die Tiefe ein; allein während dieselben bei Fischen nur eine bescheidene Rolle spielen und auf wenige Arten, bezw. Körperstellen beschränkt erscheinen, verleihen sie der Amphibienhaut, wo sie fast allerorts zu massenhafter Entfaltung gelangen, geradezu ihr charakteristisches Gepräge. Die bei manchen Fischen auftretenden Leuchtorgane setzen sich auf die Amphibien nicht fort.

Digitized by Google

Die Schuppen der Fische entstehen als knöcherne Gebilde im Korium, gehören also zum Hautskelett.

Bei Amphibien trifft man nie mehr in der Epidermis jene Schleim- und Becherzellen, welche die Oberhaut der Fische und Dipnoër charakterisieren. An ihrer Stelle fungieren jetzt die schon oben erwähnten, überaus zahlreich vorhandenen mehrzelligen Drüsen, welche für die Feuchthaltung der Haut Sorge tragen und z. T. auch als passive Verteidigungsmittel (Giftdrüsen) dienen. Abgesehen von seinem Drüsenreichtum zeichnet sich das Integument der Amphibien auch in vielen Fällen durch einen Wucherungsprozess aus, welcher zur Bildung von teilweise verhornten Höckern, Warzen etc. führen kann. Schuppen- und Knochenbildungen kommen bei rezenten Amphibien selten vor. — Ein auf Chromatophoren beruhender Farbwechsel wird, wie bei manchen Fischen, so auch bei Amphibien beobachtet.

Die als „Häutung" bezeichnete, von Zeit zu Zeit erfolgende Abstossung der Hornschicht setzt sich auch auf die Reptilien und (unter mannigfaltigen Modifikationen) noch weiter hinauf in der Tierreihe fort.

Infolge der wechselnden Lebensbedingungen (Wegfall des Wasserlebens) begegnet man in der Haut der Reptilien grossen Verschiedenheiten gegenüber den Amphibien, die sich vor allem in dem beschränkten Auftreten von Drüsen aussprechen. Dagegen ist die trockene, spröde Reptilhaut reich an hornigen Gebilden (Schuppen, Stacheln, Schildern, Krallen etc.) und in den Schuppen erscheint auch bereits der Mutterboden vorbereitet für Federn und Haare, wie wir ihnen bei den höheren Vertebraten begegnen. Ein Farbenwechsel kann auch bei Reptilien vorkommen.

Die Vogelhaut ist charakterisiert durch das in bestimmten „Fluren" angeordnete Federkleid, eine zarte Epidermis und Kutis, sowie endlich durch ihre Drüsenarmut. Die Entwickelung der Feder weist auf die Reptilschuppe zurück; beide sind homologe Bildungen. Das Federkleid, dem in erster Linie die Aufgabe zufällt, als Schutzvorrichtung des warmblütigen Organismus zu dienen, tritt zunächst als Dunengefieder auf und kann als solches persistieren, oder es kommt zur Weiterdifferenzierung in Deck- oder Konturfedern, an deren Ausbildung das Flugvermögen geknüpft ist. Ersteres ist als das Urgefieder, die Konturfeder als sekundäre Erwerbung zu betrachten. — Während das Korium bei allen Kaltblütern eine doppelte, unter rechten Winkeln sich kreuzende Schichtung aus Bindegewebsfasern besitzt, ist die Schichtung bei den Warmblütern eine regellose.

Wie das Schuppenkleid für die Reptilien und das Gefieder für die Vögel, so bildet das Haarkleid das charakteristische Merkmal für die Säugetiere, und deshalb hat man sie auch „Haartiere" genannt. Die Haare müssen sich auf Grundlage eines ursprünglichen Schuppenkleides entwickelt haben, doch fehlt vorderhand noch ein vollkommen befriedigender Einblick in die Entstehung des ersten Urhaarkleides. Wie die Federn in „Fluren", so sind die Haare nach „Haarströmen" angeordnet, und zwar gibt es bezüglich ihrer Entfaltung alle möglichen Stufen der Entwickelung vom dicken Haarpelz bis zu fast vollkommenem Haarmangel (Anpassungserscheinungen an das umgebende Medium). Eine besondere Beachtung verdienen die Tasthaare, Sinushaare oder Tastborsten, welche in besonderem Grade mit Nerven ver-

Digitized by Google

sehen sind, so dass sie, wie dies übrigens auch für die Haare im allgemeinen gilt, als Sinnesapparate zu fungieren imstande sind. Dass aber hierin nicht die Hauptbedeutung der Haare liegt, sondern dass jene in einer Schutzvorrichtung des warmblütigen Organismus zu erblicken ist, liegt auf der Hand.

Während die Sauropsidenhaut ausserordentlich drüsenarm ist, ist die Säugerhaut durch den Besitz zahlreicher Drüsen, die ihrem Bau nach in tubulöse und alveoläre zerfallen, ausgezeichnet. Aus Schlauchdrüsen ist die für die Mammalia charakteristische Mammardrüse hervorgegangen, die anfangs (Monotremen) noch ohne Zitze ist, in der Reihe der übrigen Säuger aber eine solche, und zwar nach zweifach verschiedenem Modus gebaute, besitzt. Zahl und Lage der Milchdrüsen zeigen grosse Verschiedenheiten, und nicht selten weisen Spuren auf eine früher reichlichere Entwickelung des Milchapparates zurück (Hypermastie, Hyperthelie). Eine schon in der Reihe der Monotremen sich anbahnende beutelartige Einsenkung der Bauchhaut, das Marsupium, dient zur Aufnahme des Eies, welches daselbst seine weitere Entwickelung erfährt. Diese Einrichtung wird auf die Beuteltiere fortvererbt.

So kann man, alles in allem erwogen, vom physiologischen Gesichtspunkt aus die Funktionen der Haut folgendermassen präzisieren: sie dient in erster Linie als Schutz- und Deckmittel des gesamten Körpers, fungiert als Trägerin von Sinnesorganen und Drüsen, welch letztere, zumal bei Säugetieren, nicht nur (Schweissdrüsen) zur Wärmeregulierung des Körpers, sondern auch zum Fortpflanzungsgeschäft (Mammarorgane) in wichtiger Beziehung stehen. Die Warmblütigkeit ist an das Feder-, bezw. Haarkleid geknüpft. Von geringerer Bedeutung ist die respiratorische (Amphibien) und lokomotorische (Flimmerkleid) Funktion der Haut der Wirbeltiere.

B. Skelett.

I. Hautskelett.

Im Integument der Selachier begegnen wir kleinen Hartgebilden, welche sich bei näherer Besichtigung als aus einer Platte mit einem aufsitzenden, formell stark variierenden Stachel bestehend erweisen und die in fortwährender Regeneration begriffen sind. Die meist rhomboidal gestaltete, knöcherne Platte nennt man Sockel oder Basalplatte, und der Stachel stellt einen Hautzahn dar, an welchem man eine Schmelz- und eine Zahnbeinsubstanz unterscheiden kann. Das gesamte Gebilde ist eine sogenannte Plakoidschuppe oder ein Plakoidorgan. Das Primäre bei diesen, zunächst im Sinne eines Schutzapparates zu beurteilenden Hartgebilden der Selachierhaut ist die eine Abscheidung der Epidermis darstellende Schmelzbildung, während sich die Entstehung des dem Mesoderm entstammenden und dem Knochengewebe verwandten Zahnbeines in engem örtlichem Anschluss daran erst sekundär, d. h. zeitlich später, vollzieht. Der Schmelz ist also die erste und ursprünglich einzige Hartsubstanz der Plakoidorgane[1]).

[1]) Neben kleineren Gebilden finden sich zuweilen alle möglichen Übergänge bis zu mächtigen Stacheln. Letztere kommen z. B. in der Rückenflosse mancher Haie und am Schwanze gewisser Rochen vor. Hier wie dort besitzen sie eine knorpelige Unterlage.

Digitized by Google

Bei Ganoiden und Teleostiern bedarf es der epidermoidalen Anregung nicht mehr, sondern die zur Verknöcherung, d. h. zur Knochenschuppenbildung führende Wucherung des Koriums, tritt selbständig auf. Während es also allmählich in der Ontogenese zu einem Ausfall jenes Gebildes kommt, das beim Selachier geradezu noch das bestimmende Moment für die Anlage der als Hilfsorgan fungierenden Basalplatte gewesen war, nämlich des Hautzahnes, wird die knöcherne Basalplatte allein fortvererbt, und diese ihre Selbständigkeit beherrscht nun bei höheren Wirbeltieren den Bildungsprozess der Skelettsubstanz.

Fig. 28. Plakoidschuppen aus der Haut eines Selachiers (Halbschematisch). *S*, *S* Sockelplatten, welche durch Bindegewebe (*Bg*) miteinander verbunden sind. *Z*, *Z* Zähne.

Bei Lepidosteus treten Zähnchen in der Haut noch als transitorische Bildungen auf, und zum letztenmal begegnen wir diesem primitiven Bildungsprozess des Knochengewebes bei der Anlage gewisser Hartgebilde des Amphibienschädels. Mit anderen Worten: Es bleiben hier die Knochen, welche ursprünglich zur Stütze von Zähnen dienten (Palatinum, Vomer, Pterygoid etc.), auch nach Fortfall der Zähne weiter erhalten, weil sie integrierende Bestandteile der Gesichtsschädel-Konstruktion geworden sind und somit nicht mehr aufgegeben werden konnten, ohne letztere in Frage zu stellen.

Aus dem Vorstehenden erhellt, dass die ersten knöchernen Hartgebilde des Wirbeltierkörpers im Bereich des Integumentes und der Mundschleimhaut entstehen, dass sie von aussen kommen, dass also das knöcherne Haut- oder Exoskelett stammesgeschichtlich älter ist als das knöcherne Binnen- oder Endoskelett. Ein Anstoss zur Bildung des letzteren wird darin gesucht werden dürfen, dass das Hautskelett allmählich nach der Tiefe vordrang und Wechselbeziehungen zum unterliegenden Knorpelgewebe gewann. Daneben mag es auch noch zur selbständigen Verknöcherung der Knorpelhüllen des Perichondriums gekommen sein; es verbanden sich nun Knorpel- und Knochengewebe zu gemeinsamer Stützfunktion.

So werden weitere Komplikationen geschaffen: zu der zuvor allein bestehenden Hautossifikation tritt eine perichondrale und zuletzt noch eine, als sekundäre Erscheinung aufzufassende, enchondrale Ossifikation. Jene kommt bei Anamnia, diese bei Amnioten am

Digitized by Google

reinsten zum Ausdruck. Beide Prozesse endigen in der weitaus grössten Zahl der Fälle mit einem Unterliegen des Knorpelgewebes im Kampfe der Gewebe im Organismus. (Über Deck- [Beleg-], Misch- und primordiale Knochen vergl. das Kopfskelett.)

Fische und Dipnoër.

Bei Zyklostomen fehlt ein Schuppenkleid durchaus; es setzt, wie wir bereits wissen, erst ein bei den Selachiern (Plakoidorgane). Bei Ganoiden treten dicke, rhombische Platten auf, welche, den grössten Teil des Körpers bedeckend, der tieferen Schicht der Basalplatten der Plakoidorgane homolog sind. Sie können von einer glänzenden, jedoch nicht mit einem Schmelz zu verwechselnden Ganoin-Schicht mesodermaler Abkunft überzogen und mehr oder weniger reichlich bezahnt sein.

Die durch die mannigfaltigsten Reliefbildungen charakterisierten Teleostierschuppen zerfallen in Zykloid- und Ctenoidschuppen. Erstere, durch Abrundung der Ecken ursprünglich rhombischer Schilder entstanden, sind ganzrandig, rundlich oder polygonal, letztere haben einen gezähnelten, ausgezackten Hinterrand. Zwischen beiden Schuppenformen bestehen die allerverschiedensten Übergänge. Stets stecken die Schuppen in Fächern der Kutis, in sogenannten Schuppentaschen. Letztere, sowie die dachziegelartige Deckung, sind als sekundäre Erwerbungen zu betrachten. An dem sich entwickelnden Organ kann man eine oberflächliche, spröde Deckschicht, das als reines Zellprodukt aufzufassende Dentin, sowie eine aus mehreren Schichten bindegewebiger Natur bestehende Basalplatte

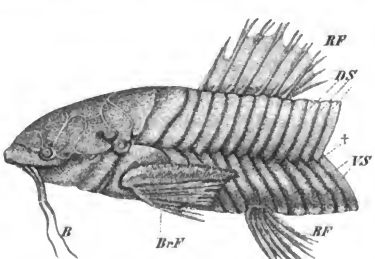


Fig. 29. Hautpanzer eines Panzerwelses (Kallichthys). *B* Barteln, *BF* Bauchflosse *BrF* Brustflosse, *DS* und *VS* dorsale und ventrale Knochenschilder, *RF* Rückenflosse. † Seitenlinie, wo die dorsalen und ventralen Schilder zusammenstossen.

unterscheiden. Beide Schichten verkalken später in einer für jede Schicht typischen Weise ganz unabhängig voneinander.

Bei manchen Teleostiern und Ganoiden fehlen Schuppen, oder sind sie nur in Rudimenten vorhanden. Dahin gehören z. B. Spatularia, gewisse elektrische und die aalartigen Fische. Dass es sich dabei um Rückbildungen handelt, beweist der Umstand, dass

Digitized by Google

bei Spatularia und den Aalen in der Embryonalzeit Schuppen noch vorhanden sind.

Wieder in anderen Fällen, wie z. B. bei Panzerwelsen[1]), Plectognathen, Lophobranchiern u. v. a., kann es ähnlich wie bei den fossilen Panzerganoiden und den rezenten Knochenganoiden, zu starken Knochenschienen kommen, so dass der ganze Körper in einem derben und soliden Kürass steckt (Fig. 29). Dasselbe gilt auch für die die ältesten Wirbeltiere repräsentierenden Plakodermen des Silurs und Devons.

Von einer direkten Ableitung der Dipnoër-Schuppen von denjenigen der Selachier kann so wenig die Rede sein, als dies bei dem Schuppenkleid der Ganoiden und Teleostier der Fall ist. Gewisse Ähnlichkeiten mit den Zykloidschuppen der Teleostier sind übrigens nicht zu verkennen, auch stecken die Dipnoërschuppen in Schuppentaschen und sind dachziegelartig geschichtet, allein beide sind auf getrennten Entwickelungsbahnen entstanden, deren Endpunkte einander ähnlich geworden sind.

Amphibien, Reptilien und Säuger.

Von dem starken Hautknochenpanzer der fossilen Ganocephalen, Stegocephalen und Labyrinthodonten haben sich bei den rezenten Amphibien nur geringe Spuren erhalten. Dahin gehören die Knochenplatten, welche sich in der Rückenhaut gewisser ungeschwänzter Amphibien (Ceratophrys dorsata und Ephippifer aurantiacus) entwickeln, und ferner die zwischen die Hautschienen eingesprengten Schuppen der fusslosen Amphibien, der Gymnophionen oder Cöcilien. Letztere besitzen manche Vergleichungspunkte mit den Fisch- und Dipnoërschuppen und lassen sich andrerseits auf das Schuppenkleid der uralten Molche (Discosaurus) der Permformation zurückführen.

Noch viel mächtiger aber gestaltete sich der Hautpanzer untergegangener Reptiliengeschlechter, wie z. B. derjenige mancher Ornithopoda (Stegosaurus). Hier entwickelten sich metergrosse, mit einem dicken Hornüberzug versehene Knochenplatten und Knochenstacheln bis zu 63 cm Länge in der Rückengegend. Der Kopf war mit einem Hornschnabel versehen. Auch andere fossile Saurier, wie der Teleosaurus, der triassische Aëtosaurus ferratus, sowie zum Teil auch die der Kreideperiode angehörigen kolossalen Dinosaurier (Ceratopsidae) besassen ein starkes Exoskelett.

Ich verweise zu dem Behufe auf Fig. 30, B, welche die hintere Hälfte der Wirbelsäule des Dinosauriers Diplodocus aus Wyoming (U. S. Amerika) im Vergleiche mit den Grössenverhältnissen des Menschen darstellt. Das Tier war ein plumper Pflanzenfresser, der die Nahrung mit den zierlichen Vorderzähnen ergriff und sie dann ungekaut verschlang. Mahlzähne waren nicht vorhanden. Die Gesamtlänge des Tieres belief sich auf 17—18 Meter, d. h. auf ca. 60

[1]) Bei Panzerwelsen prägt sich durch das Bestehen von Hautzähnchen mit Dentin und Schmelz die Erhaltung eines alten Zustandes aus. Im Gegensatz aber zu den Selachiern tragen hier die Zähnchen nicht zur Formierung der Sockelplatte bei. Bei den übrigen Teleostiern kommen Hautzähnchen nicht mehr zur Anlage.

Digitized by Google

Fuss, wobei die Hälfte auf den enormen Schwanz kam. Letzterer (von gewaltiger Muskulatur bewegt) war ein wichtiger Faktor für die Fortbewegung zu Wasser (Schwimm-, Ruderorgan) und zu Land. In

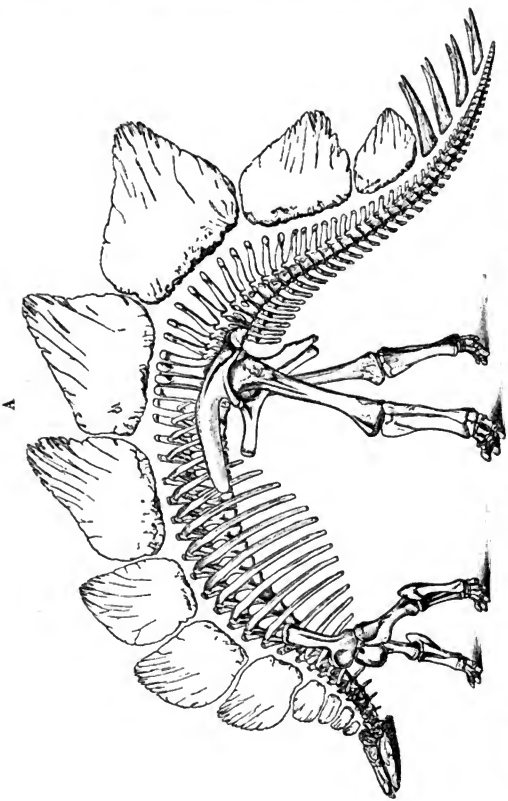


Fig. 30 A. Stegosaurus ungulatus, Marsh, $^1/_{30}$ der natürlichen Grösse. (Jura-Formation.) Restauriert.

beiden Fällen war er ein Hebel-, Stütz- und Balanzier-Apparat, um das Tier im Gleichgewicht zu halten.

Die als rein dermale Ossifikation aufzufassenden „Bauchrippen" („Parasternalelemente", Gegenbaur) bilden bei Stego-

Digitized by Google

B

Fig. 30 B Hintere Hälfte der Wirbelsäule des Dinosauriers Diplodocus. Nach H. F. Osborn.

Digitized by Google

cephalen, wo noch primitive Verhältnisse vorliegen, schräg verlaufende Schuppenreihen, die in bilateral-symmetrischer Anordnung die ganze Bauchseite zwischen Schulter- und Beckengürtel bekleiden. Bei höherer Ausbildung decken sich die einzelnen Schuppen nicht mehr, sondern differenzieren sich zu kurzen Stäbchen, die einfach nebeneinander gereiht erscheinen. Bei der Archaeopteryx zeigen sich die Bauchrippen schon stark rückgebildet.

Unter den rezenten Formen finden sich Bauchrippen bei Hatteria noch in voller Ausbildung und bestehen hier je aus einem Mittelstück sowie aus einer rechten und linken Seitenspange. Die so aus drei Elementen zusammengesetzten Spangen durchsetzen den

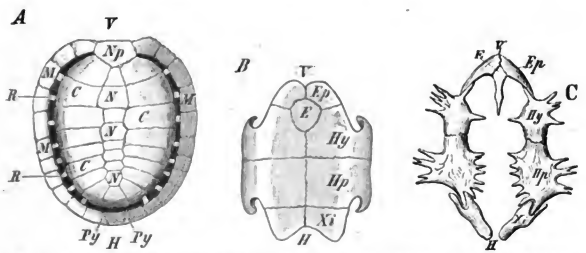


Fig. 31. A und B Karapax und Plastron einer jungen Testudo graeca, C Plastron von Chelone midas. *C, C* Kostalplatten, *E* Entoplastron, das vielleicht einem Episternum entspricht, *Ep* Epiplastron, das vielleicht einer Klavikula entspricht, *Hp* Hypoplastron, *Hy* Hyoplastron, *M, M* Marginalplatten, *N, N* Neuralplatten, *Np* Nuchalplatte, *Py, Py* Pygalplatten, *R R* Rippen, *Xi* Xiphiplastron. (*V* bedeutet vorne, *H* hinten.)

geraden Bauchmuskel, ohne sich jedoch mit der Zahl der Körpermetameren zu decken. Sie übertreffen letztere vielmehr an Zahl bedeutend.

Auch bei Krokodilen finden sich solche Spangen. Ihre Anordnung entspricht der Zahl der Rippen, mit welchen sie aber hier so wenig als anderwärts etwas zu schaffen haben. Sie stossen in der Medianlinie („Linea alba") nicht mehr zusammen, sondern bestehen, mit Ausnahme der vordersten Spange, welche einheitlich ist, jederseits aus zwei, fest miteinander verbundenen Teilen. Offenbar handelt es sich hierin bereits um Rückbildungsprozesse.

Unter den heutigen Reptilien zeichnen sich die Krokodilier und namentlich die Schildkröten durch ein wohl entwickeltes Hautskelett aus. So unterscheidet man bei den Schildkröten einen aus zahlreichen Stücken bestehenden Rücken- und Bauchschild (Karapax und Plastron). Der Bauchschild, dessen grösserer hinterer Abschnitt wohl mit den stark veränderten Resten von Bauchrippen homologisierbar ist, entsteht als reine Dermalverknöcherung, während beim Rückenschild z. T. enge Beziehungen zum Innenskelett (Bogen, bezw. Dornfortsätze der Wirbel und Rippen, welche beide sich schon frühe in der Ontogenese zu Platten verbreitern)

Digitized by Google

bestehen. Alles dies geschieht unter gleichzeitiger Rückbildung der Interkostalmuskeln, welche vollständig verschwinden, teilweise auch der Rückenmuskeln, dann der Gelenkfortsätze der Wirbel, der Intervertebral- und der Rippengelenke. Als echte vom Innenskelett unabhängige, d. h. aus Schuppenknochen hervorgegangene Hautknochen des Karapax sind die Nuchal-, Marginal- und Pygalplatten zu erwähnen. Im Gegensatz dazu sind die Kostal- und Neuralplatten nichts weiter als stark verdickte Periostknochen der knorpeligen Rippen resp. Dornfortsätze. Sie haben eine subkutane Lage, ohne übrigens genetisch mit der Haut etwas zu schaffen zu haben. Bezüglich der den Karapax und das Plastron zusammensetzenden Einzelteile verweise ich auf die Figur 31 **A**, **B** und **C**.

Unter den Säugetieren sind allein die Gürteltiere mit einem genetisch auf einen Verknöcherungsprozess der Lederhaut zurückführbaren Hautskelett versehen. Die Epidermis liefert Hornschuppen, die allerdings häufig nur rudimentär sind, sich aber bei nahen Verwandten der Dasypodidae: bei Myrmecophaga und Tamandua auf dem Schwanz sehr gut erhalten haben.

Das Hautskelett der Gürteltiere bildet einen aus fünf beweglich untereinander verbundenen Platten zusammengesetzten Rückenschild; die eine Platte deckt den Kopf, die andere den Hals, eine dritte die Schultern, eine vierte und fünfte die Rücken-, Lenden- und Beckengegend[1]). Auch Schwanz- und Gliedmassen können von unvollständigen Knochenringen und Platten bedeckt sein. Ob dieses Hautskelett direkt von jenem der Reptilien abzuleiten ist, erscheint sehr zweifelhaft; viel wahrscheinlicher ist, dass es als eine sekundäre Bildung aufzufassen ist[2]). Anlässlich der Betrachtung des Episternalapparates werde ich Gelegenheit haben, noch einmal auf das Hautskelett zurückzukommen.

Rückblick.

Die genetisch an das Integument geknüpften Plakoidorgane der Selachier sind als die primitivsten, knöchernen Hartgebilde des Wirbeltierkörpers zu betrachten. Dieselben repräsentieren auf Sockelplatten aufsitzende Zahnbildungen und stellen in ihrer Gesamtmasse einen noch sehr einfachen dermalen Schutzapparat dar. Bei Ganoiden und Teleostiern treten sie in der Regel in ihrer ursprünglichen Form (als mit Schmelz überzogene Kegel) nicht mehr in die Erscheinung, sondern es kommt hier nur noch zur Ausbildung der Sockelplatten, welche zu Schuppen- und kleineren oder grösseren Hautknochenschildern konfluieren. Während es sich also hier bereits um einen abgekürzten Entwickelungsprozess handelt, sehen wir bei Amphibienlarven den ursprünglichen Bildungsmodus bei der Anlage der Schleim-

[1]) Vergl. auch die Arbeit von H. F. Osborn über das Glyptotherium Texanum, dessen Karapax in der Längsrichtung einen Durchmesser von gegen anderthalb Meter und in der Querrichtung (von der linken nach der rechten Seite) einen Durchmesser von fast zwei Metern besass.

[2]) Vieles spricht dafür, dass die im Bereich der Rückenflosse von Phocaena-Arten und Globiocephalus auftretenden eigentümlichen Horntuberkel als letzte Reste eines osteodermalen Hautpanzers zu betrachten sind. Auch bei dem eocänen Zeuglodon trat ein aus grossen Knochenplatten bestehender Hautpanzer auf.

Digitized by Google

hautknochen der Mundhöhle wieder repetiert. Von hier aus ergeben sich selbstverständlich auch weitere Schlüsse auf die phylogenetische Entstehung der Hautknochen des Schädels im allgemeinen, allwo sie, wie dies später noch weiter auszuführen sein wird, zum übrigen Kopfskelett in wichtige Beziehungen treten.

Nicht nur bei Fischen, sondern auch bei fossilen Amphibien und Reptilien spielt das aus zahlreichen und zuweilen mächtigen Platten bestehende Hautskelett eine hervorragende Rolle, während es bei rezenten Amphibien und Reptilien dem Innenskelett gegenüber in den Hintergrund tritt. Relativ gut ausgeprägt findet es sich noch in den Bauchrippen gewisser Saurier, sowie im Bauch- und Rückenschild der Chelonier.

Ob das unter den Säugern nur bei Gürteltieren auftretende Hautskelett von demjenigen der Reptilien abzuleiten ist, oder ob es, was wahrscheinlicher ist, eine sekundäre Erwerbung darstellt, kann zurzeit noch nicht mit Sicherheit entschieden werden.

II. Inneres Skelett.

Während als „Hautskelett" diejenigen knöchernen Teile bezeichnet werden, welche zeitlebens im Bereich der äusseren Haut verharren, bezeichnet man als Innenskelett jene knorpeligen und knöchernen Hartgebilde, welche eine tiefere Lage einnehmen. Von diesen sind alle knorpeligen Bestandteile, die man in ihrer Gesamtheit als Primordialskelett bezeichnet, zweifellos von vorne herein in der Tiefe entstanden zu denken, und dieselben bildeten während langer Zeiträume überhaupt das einzige Innenskelett, wie dies für die Selachier z. B. heute noch gilt. Weiterhin kam es dann, wie bereits erwähnt, im Bereich des Innenskeletts zu Knochenbildungen, und zwar nach doppeltem Modus. Erstens kann dabei eine primäre Knochenanlage ebenfalls in der Tiefe angenommen werden, und zweitens können sich zum knorpeligen Innenskelett knöcherne Elemente hinzugesellen, welche phylogenetisch auf Hautknochen zurückführbar, aber im Laufe der Zeit in die Tiefe gerückt sind und sich mit den dort selbständig entstandenen Knochen sekundär verbunden haben.

Über die Zugehörigkeit zu einer dieser beiden Kategorien kann nur die Vergleichung, bezw. die vergleichende Entwickelungsgeschichte entscheiden.

Beziehungen des Knochens zum Knorpelskelett können sich darauf beschränken, dass sich der Knochen dem Knorpel nur auflagert („Deck-" oder „Belegknochen"). Es kann aber auch ein Knochen von vorne herein im Perichondrium entstehen („perichondraler Knochen"), und dieser kann im Laufe der phylogenetischen Entwickelung in den Knorpel einwachsen und dessen Stelle einnehmen („endochondraler Knochen"). — Unter den Deckknochen kann das Knorpelskelett im Laufe der Phylogenese schwinden, und ebenso kann gelegentlich ein Knochen, der seiner Stammesgeschichte nach als perichondrale Auflagerung entstand, später scheinbare Selbständigkeit erlangen, indem die knorpelige Unterlage nicht mehr zur Ausbildung gelangt (vergl. das Kopfskelett).

Digitized by Google

1. Wirbelsäule (Columna vertebralis).

Die schon in der entwickelungsgeschichtlichen Einleitung erwähnte Chorda dorsalis oder Rückensaite stellt den uralten Vorläufer des Achsenskeletts, der Wirbelsäule, dar. Dieselbe besteht aus einem in der Längsachse des Körpers, zwischen Nervenrohr und Aorta, bezw. Darmrohr verlaufenden, elastischen Strang, welcher aus dem primären inneren Keimblatt hervorgeht, also epithelialer Natur ist. Sein Parenchym besteht aus grossen, saftreichen Zellen, welche eine Hüllmasse, die sogenannte primäre Chordascheide, produzieren. Diese liegt ursprünglich der Chorda aufs innigste an, wird aber später mehr oder weniger weit davon abgehoben. Dies geschieht zu einer Zeit, wo die zentralen Chordazellen schon einer Rückbildung (Vakuolisierung) verfallen, während sich die protoplasmareichen, nicht vakuolisierten Zellen in epithelialer Ordnung („Chordaepithel") an der Peripherie gruppieren. Diese bilden nun die Matrix für eine zweite, aus Kollagen bestehende Ausscheidung, die sog. sekundäre Chordascheide, welche sich zwischen die Chorda und die oben erwähnte primäre Chordascheide einschiebt, und wodurch die stützende Funktion der Chorda nicht unwesentlich erhöht wird.

Von hier aus eröffnen sich nun für die weiteren Bildungsprozesse zwei Möglichkeiten, die sich je nach verschiedenen Tiergruppen in verschiedener Weise dokumentieren. Was zunächst das Verhalten der Selachier, Holocephalen und Dipnoër betrifft, so geht hier die oben erwähnte zweite, anfangs ebenfalls homogene Chordascheide später einen fibrillären Zerfall ein und wird im Laufe der weiteren Entwickelung, unter gleichzeitiger Rückbildung der primären Scheide, von dem umgebenden Knorpelgewebe durchbrochen. Letzteres tritt also an ihre Stelle, und zwar geschieht dies zuerst an jenen Punkten, wo sich die sogenannten unteren und oberen Wirbelbogen anlegen.

Im Gegensatz dazu weicht der Typus der Wirbelbildung bei andern Tiergruppen insofern fundamental von dem oben geschilderten Verhalten ab, als der Knorpel perichordal, d. h. nur aussen von der primären Chordascheide entsteht, wobei dann also kein Eindringen desselben in die sekundäre Chordascheide stattfindet. — Hier aber wie dort führt der fortschreitende Verknorpelungsprozess in seinem weiteren Verlauf schliesslich zu einem vollkommenen Zusammenfluss am dorsalen und ventralen Umfang der Chorda, und damit erreicht das Achsenskelett einen immer höheren Grad der Festigkeit, welcher sich noch steigert, wenn es später zu einer Knorpel- oder gar Knochenablagerung im Bereich der austretenden Spinalnerven und dadurch zur Anlage jenes Wirbelteiles kommt, den man als Wirbelkörper bezeichnet. Dieser in metamerer Weise erfolgende und in phylogenetischer Beziehung auf die mechanischen Einflüsse der Muskelwirkung zurückzuführende Prozess der Wirbelkörperbildung führt allmählich zu einer Beschränkung des Chordastranges, welch letzterer an den betreffenden Stellen Einschnürungen zeigt. Diese liegen also je im Bereich eines Wirbelkörpers, somit

Digitized by Google

vertebral, während an den intervertebralen Zonen die Chorda keine oder nur eine geringe Beschränkung erfährt[1]).

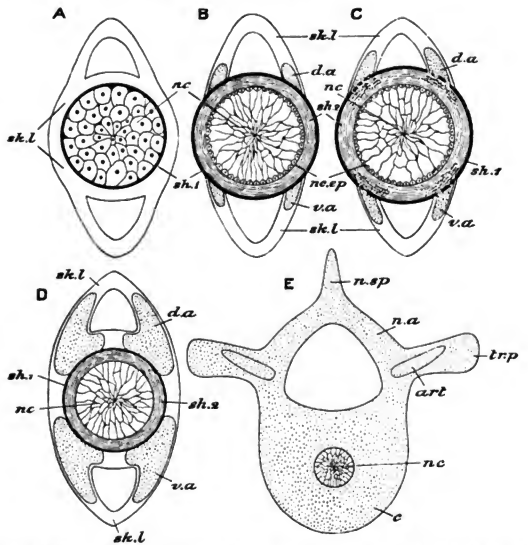


Fig. 32. Entwickelung der Chordascheiden und der Wirbelsäule. Schema. **A** Erstes Stadium, *nc* Chorda-Zellen, *sh*^{1} primäre Chordascheide, *sk. l* umgebendes mesodermales Gewebe. **B** Späteres Stadium (Zyklostomen, Knorpelganoiden). Die zentralen Chordazellen (*nc*) sind in Rückbildung begriffen (vakuolisiert), die peripheren Chordazellen zeigen eine epithelartige Anordnung (*nc. ep.*). *sh*^{2} sekundäre Chordascheide. In dem umgebenden mesodermalen Gewebe ist es zur Anlage von ventralen und dorsalen Bögen (*v, a* und *d, a*) gekommen. **C** Das Knorpelgewebe hat die primäre Chordascheide durchbrochen und ist in die sekundäre Chordascheide eingedrungen (Holocephalen, Selachier, Dipnoër). **D** Knorpelgewebe umwächst die Chorda an der Aussenseite ihrer Scheiden; letztere gehen ihrem Verfall entgegen (Knochenganoiden, Teleostier, Amphibien, Amnioten). **A—D** repräsentieren die Kaudalregion. **E** zeigt ein späteres Stadium eines Rumpfwirbels. Die Chorda (*nc*) ist stark rückgebildet und eingeschnürt. Das Knorpelgewebe ist zu einer einheitlichen Masse zusammengeflossen und lässt ein Zentrum (*c*), d. h. einen Wirbelkörper, obere oder neurale Bögen (*n. a*), einen Dornfortsatz (*n. sp.*), Querfortsätze (*tr. p.*) und Gelenkfortsätze (*art.*) erkennen.

Die die einzelnen Wirbel verbindenden Ligamenta intervertebralia stellen Gewebspartien dar, welche auf einem niedrigeren

[1]) Es ist wohl hier der passende Ort, um eines ephemeren Gebildes zu gedenken, des sogenannten subchordalen Stranges, der Hypo- oder Subchorda. Es handelt sich dabei um ein zwischen Chorda und Aorta liegendes Gebilde, das dem Amphioxus,

Digitized by Google

Entwickelungsstadium der Bindesubstanz stehen geblieben sind als die Wirbelkörper. —

Was das Schicksal der Chorda dorsalis in der Reihe der Wirbeltiere betrifft, so ist es bei den verschiedenen Gruppen ein sehr verschiedenes, je nachdem die Chorda als gleichmässig zylindrischer Strang das ganze Leben fortbesteht, oder von seiten der umgebenden Skelettsubstanz eine Wachstumsbeschränkung, d. h. Einschnürungen erfährt, oder endlich, je nachdem sie in nachembryonaler Zeit einer völligen Rückbildung, einem Schwund, anheimfällt.

Auf Grund einer verschieden hohen Differenzierung der am Aufbau der Wirbelsäule sich beteiligenden Bindesubstanz kann man in der Stammreihe, bezw. in der Ontogenie der höheren Vertebraten, ein Stadium cutaneum, cartilagineum und osseum der Wirbelsäule unterscheiden. Es kann dabei als allgemeines Gesetz gelten, dass die Anlage des Achsenskelettes bei allen über den Selachiern stehenden Wirbeltieren kürzer ist als die Chorda. Es macht sich also in der Stammesgeschichte eine Reduktion des Achsenskelettes bemerkbar.

Bei weiterer Ausbildung der Columna vertebralis treten im Stadium cartilagineum und osseum verschiedene Fortsatzbildungen auf, so dass sich die ursprünglich nur aus einem Körper und einem Bogen bestehende Grundform des Wirbels komplizierter gestaltet. Jene Fortsätze sind teils im Anschlusse an die Muskulatur (Processus spinosi und transversi), teils im Interesse der gelenkigen Verbindung der Wirbel unter einander entstanden zu denken (Processus articulares).

Ausser den das Rückenmark umschliessenden dorsalen oder neuralen Bogen (Neurapophysen) gibt es auch noch ventrale Bogen, welche das Cölom, resp. die grossen, in der Längsachse des Kaudalabschnittes verlaufenden Blutgefässe umschliessen (Basalstümfe, Rippen, Hämapophysen). (Vergl. das Kapitel über die Rippen.)

Fische und Dipnoër.

Die Wirbelsäule aller Fische und Dipnoër zeichnet sich durch einen sehr einheitlichen Charakter ihrer Elemente aus, so dass man stets nur einen Rumpf- und einen Schwanzteil unterscheiden kann. Die Grenze zwischen beiden fällt mit dem Hinterende der Leibeshöhle zusammen.

Die noch sehr primitiv sich verhaltende Chorda des Amphioxus zeigt in ihrer Struktur den Kranioten gegenüber manche Besonderheiten, auf die aber hier nicht spezieller eingegangen werden kann.

---

allen übrigen Fischen und den Amphibien in gewissen Perioden der Entwickelung gemeinsam ist und das sich im Bereich des Rumpfes und Kopfes in Form einer Leiste bezw. Rinne aus der dorsalen Darmwand, d. h. aus dem Entoderm differenziert. Es kann verschieden lange Zeit mit dem Darm in Verbindung stehen. Schliesslich schnürt es sich vom Darm gänzlich ab und verfällt der Rückbildung, erhält sich aber teilweise als elastisches Band. Die Hypochorda ist wahrscheinlich das Rudiment eines bei Amphioxus noch in Funktion stehenden Organs, der Epibranchialrinne. Mit dieser teilt sie die entodermale Entstehung an der dorsalen Darmwandung unter der Chorda zwischen den paarigen Aorten.

Digitized by Google

In der umgebenden Gewebsschicht bilden sich jederseits Längssepta, welche sich ventral und dorsal in die Körperwände fortsetzen. In Verbindung damit stehen untere und obere Bogenbildungen, welch letztere das Zentralnervensystem umschliessen und ihrerseits wieder zu den Muskelsepta in Beziehung treten. Kurz, allerorts begegnet man Einrichtungen, welche im Sinne einer Stützfunktion für den Gesamtorganismus zu deuten und als Vorläufer von höheren Bildungen bei den Kranioten zu betrachten sind.

Bei den Zyklostomen (Petromyzonten) sehen wir insofern einen Fortschritt angebahnt, als Knorpelelemente auftreten, welche Wirbelkörpern, Bogenrudimenten und Dornfortsätzen entsprechen. Die Bogenstücke, von denen je zwei Paare auf ein Muskelsegment entfallen, sind den später zu betrachtenden Interkalarstücken der Selachier homolog zu erachten. In der Schwanzgegend kommt es zu zusammenhängenden Verknorpelungszonen.

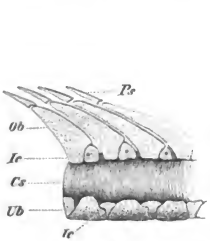


Fig. 33.

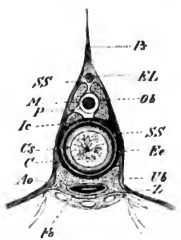


Fig. 34.

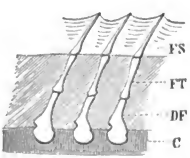


Fig. 35.

Fig. 33. Wirbelsäule von Spatularia, seitliche Ansicht.

Fig. 34. Wirbelsäule von Acipenser ruth. aus dem vorderen Körperabschnitt. *Ao* Aorta, *C* Chorda dors., *Cs* sekundäre Chordascheide, *Ec* Primäre Chordascheide, *EL* elastisches Längsband, *Fo* medianwärts einspringende Querspangen der unteren Bogen, welche ventralwärts die Aorta umschliessen, *Ic* Interkalarstücke, *M* Medulla spinal, *Ob* Obere Bogen, *P* Pia, *Ps* Processus spinosi, *SS* fibrilläres Gewebe, *Ub* Untere Bogen, *Z* Basalstümpfe der unteren Bogen.

Fig. 35. Stück der Wirbelsäule von Protopterus, seitliche Ansicht. *C* Chorda, *DF* Dornfortsätze, *FS* Flossenstrahlen, *FT* Flossenträger.

Bei Ammocoetes beschränken sich die Knorpelelemente auf die Kaudalregion, und hier, wie auch bei den Myxinoiden, bleibt stets die Wirbelsäule auf einer niedrigeren Entwickelungsstufe als bei den Petromyzonten. Bei allen Zyklostomen aber repräsentiert die Chorda dorsalis selbst das wichtigste Stützorgan des Körpers.

An die Verhältnisse der Zyklostomen lassen sich diejenigen der **Knorpelganoiden, Holocephalen** und **Dipnoër** direkt anknüpfen, insofern sich auch bei ihnen der metamere Charakter in erster Linie durch die oberen Bogen ausspricht[1]).

[1]) Bei Chimären kommt es auch schon zu einer kalkknorpeligen Solidifikation der Wirbelkörper.

Digitized by Google

Statt der Wirbelkörper fungiert hier die unveränderte Chorda, bezw. deren starke, konzentrisch geschichtete sekundäre Scheide (Fig. 33, 34 *Cs*). Die dorsalen Knorpelpartien wachsen zu oberen, die ventralen zu unteren Bogen aus (Fig. 33, 34 *Ob*, *Ub*). Die ventralen Bogen umschliessen in der Schwanzgegend die Aorta- und die Vena caudalis, weiter nach vorne aber kommt es nicht mehr zum Zusammenschluss des Knorpels in der ventralen Mittellinie, und infolgedessen endet der untere Bogen jederseits in einem lateralwärts gerichteten Knorpelzapfen, „Basalstumpf", der sich abgliedern und rippenartige Anhängsel darstellen kann. Die oberen Bogen können sich in Processus spinosi fortsetzen.

Bei **Selachiern, Knochenganoiden** und **Teleostiern** herrschen, was die dorsalen und ventralen Bogen[1]) anbelangt, noch vielfach die oben geschilderten Verhältnisse, allein das ganze Achsenskelett gewinnt dadurch einen ungleich festeren, solideren Charakter, dass zu

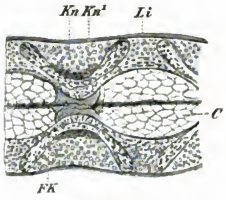


Fig. 36.

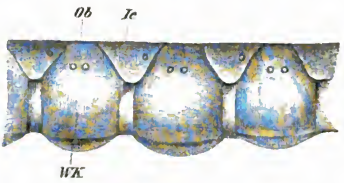


Fig. 37.

Fig. 36. Stück der Wirbelsäule eines jungen Haifisches (Scyllium can.). Nach Cartier. *C* Chorda, *FK* die dazwischen liegende, in Verkalkung begriffene Faserknorpelmasse, *Kn* äussere, *Kn*¹ innere Knorpelzone, *Li* Intervertebralligament.

Fig. 37. Stück der Wirbelsäule von Seymnus. *Ic* Interkalarstücke, *Ob* obere Bogen, *WK* Wirbelkörper. Die in den Bogen und den Interkalarstücken sichtbaren Löcher bezeichnen den Austritt der Spinalnerven.

den Bogen und den zwischen denselben liegenden Schaltstücken (Intercalaria), von welchen schon bei den Zyklostomen die Rede war, auch noch knorpelige, kalkknorpelige, resp. knöcherne Wirbelkörper treten[2]). Die Wirbelkörper nehmen, wie aus dem

[1]) Die oberen Bogen der Fischwirbel sind in der Regel dorsalwärts offen. Sie werden meist durch besondere Knorpelstücke und ein konstant vorkommendes elastisches Längsband (vergl Fig 34, *EL*) geschlossen. Dieses gilt auch für die unteren Wirbelbogen. Wenn es zur Herausbildung knöcherner Wirbel kommt, so treten gewöhnlich auch Processus articulares zwischen den Bogen auf. Allein bei Rochen und Chimären unter allen Fischen kommt es zu richtiger Gelenkverbindung zwischen Schädel und Wirbelsäule, und dabei verschmelzen die vorderen Wirbel der genannten Fische zu einer einzigen Masse. Auch bei Haien kann es an dieser Stelle zur Konkreszenz von Wirbeln und zugleich zur Verschmelzung mit dem Schädel kommen.

[2]) Die Intercalaria werden in der Regel von den sensiblen, die Bogenstücke selbst von den motorischen Spinalnerven durchbohrt. Der Austritt der Nerven kann aber auch zwischen Intercalaria und Bogen stattfinden (Gruppe der Scylliiden).

Was speziell die Selachier betrifft, so zeigt der Wirbelkörper auf Grund des verschieden verlaufenden Verkalkungsprozesses ein sehr verschiedenes Gefüge. Man kann eine wesentlich dem Chordascheiden-Gebiet angehörige faserige etc. und eine ring-, kreuz- oder sternförmige Verkalkungszone unterscheiden. („Cyclospondyli", „Tectospondyli", „Astrospondyli", Hasse).

Digitized by Google

Vorstehenden erhellt, ihre ursprüngliche Entstehung aus den Bogen, entsprechen aber gleichwohl in ihrer Zahl durchaus nicht immer derjenigen der dorsalen Bogenstücke, ein Verhalten, auf das ich bei Besprechung der Amphibien-Wirbelsäule wieder zurückkommen werde. Die Wirbelkörper haben in der Regel eine sanduhrförmige Gestalt,

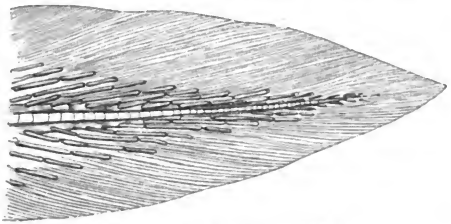


Fig. 38. Schwanz von Protopterus.

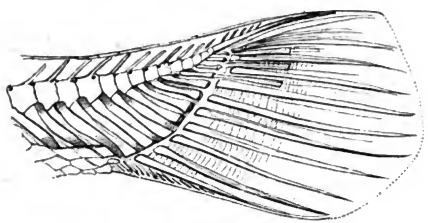


Fig. 39. Schwanz von Lepidosteus.

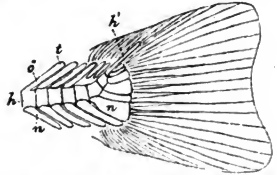


Fig. 40. Schwanzflosse und Hinterende der Wirbelsäule eines Lachses. Nach Boas. *h* Wirbelkörper, *h*¹ Urostyl, *n* untere Bögen nach hinten in die Hypuralstücke übergehend, *ö* obere Bogen, *t* Dornfortsätze.

d. h. sie sind bikonkav oder amphicöl, da die Chorda in ihrem Zentrum eingeschnürt oder ganz rückgebildet sein kann, während sie zwischen je zwei Wirbelkörpern ausgedehnt ist.

Eine Ausnahme davon macht nur einer der Knochenganoiden, nämlich Lepidosteus, bei welchem es zwischen den einzelnen Wirbeln zu richtigen Gelenkverbindungen kommt, indem jeder

Digitized by Google

Wirbel mit einem Gelenkkopf in eine Gelenkgrube des nächst vorderen Wirbels eingelassen ist. (Opisthocöler Wirbelcharakter.)

Bei ausgewachsenen Exemplaren von Lepidosteus ist die Chorda (mit Ausnahme der Schwanzgegend) gänzlich verschwunden, in der Fetalperiode aber zeigt sie sich intravertebral ausgedehnt, intervertebral aber eingeschnürt, ein Verhalten, das uns erst wieder bei höheren Typen, wie z. B. bei Reptilien, entgegentritt.

Was speziell die Wirbelsäule der Teleostier betrifft, so muss als charakteristischstes Merkmal hervorgehoben werden, dass im Vergleich mit den übrigen Fischen, wie in erster Linie mit den Ganoiden, der Knorpel in der Regel stark in den Hintergrund tritt. Es handelt sich also um eine sekundär erworbene Reduktion der knorpeligen Anlage. Im Innern des stets amphicölen Wirbelkörpers kann der Knorpel in Kreuzform erhalten sein.

Eine besondere Aufmerksamkeit erheischt die **Schwanzwirbelsäule** der Fische, und wir haben dabei von dem primitiven Verhalten des Amphioxus, der Zyklostomen und Dipnoër auszugehen. Hier läuft die Chorda dorsalis vollkommen gerade bis ans Hinterende des Körpers und wird ganz symmetrisch von der Schwanzflosse umgeben. (Fig. 38.) (Diphyzerker Fischschwanz). Diesem Verhalten begegnen wir auch bei devonischen Fischen, sowie in den Jugendstadien der Knochenfische. Bald tritt aber hier infolge ungleicher Wachstumsverhältnisse eine stärkere Entwickelung der ventralen Hälfte der Schwanzflosse, resp. ihres Stützskelettes ein, und dadurch erfährt die Wirbelsäule eine Abweichung in dorsaler Richtung (Heterozerker Fischschwanz) (Fig. 39). Die Heterozerkie kann eine äusserlich sofort erkennbare sein (viele fossile Fische, die meisten Selachier und Ganoiden), oder sie ist nur eine innerliche und wird durch eine mehr oder weniger symmetrische Schwanzflosse äusserlich maskiert[1]) (Fig. 40), (Lepidosteus, Amia, Salmo, Esox u. v. a.). Das letzte Ende der Wirbelsäule wird häufig durch ein stabförmiges Skelettstück („Urostyl") gebildet, und die ventral davon sitzenden, durch Grösse ausgezeichneten Hämalbogen werden als „hypurale Knochen" bezeichnet.

Haie und Ganoiden besitzen eine grössere Wirbelzahl (bis nahe an 400) als die Teleostier, bei welchen selten mehr als 70 Wirbel getroffen werden; der Aal besitzt übrigens zirka 200. Die geringste Wirbelzahl (bis nur 15) findet sich bei den Plectognathen.

Amphibien.

Bevor ich mich zu der Schilderung der Amphibien-Wirbelsäule wende, ist die Frage zu erörtern, 1. ob und in wie weit die Wirbel der terrestrischen Vertebraten auf die Fischwirbel zurückführbar sind, 2. ob sie in den einzelnen Tierklassen homologe Bildungen darstellen und 3. ob sie primäre oder den Vorfahren der heutigen terrestrischen Wirbeltiere gegenüber abgeänderte Bildungen darstellen?

Schon in der Reihe der Fische können, wie oben bereits angedeutet wurde, auf ein einziges Körpersegment zwei Wirbelbogen

[1]) Man gebraucht für dieses Verhalten dann den Ausdruck „Homozerker Schwanz".

Digitized by Google

(Zyklostomen) und zwei Wirbelkörper (Amia) entfallen, und ähnlichen Befunden von Doppelwirbeln begegnet man bei fossilen Amphibien (Stegocephalen)[1]. Andererseits scheint auch bei Amnioten eine während der Ontogenese auftretende Duplizität des Wirbelkörpers und seiner Adnexa, wie des Bogens und der Seitenfortsätze, in mehr oder weniger deutlichen Spuren nachweisbar zu sein. Sollte sich dies bestätigen, so würde daraus folgen, dass man es bei vielen Fischwirbeln, sowie bei den Wirbeln der rezenten Amphibien und Amnioten mit Bildungen sekundären Charakters zu tun hat, mit Bildungen, die heute noch zum grossen Teil ontogenetisch auf ihre Doppelnatur in der Vorfahren-Reihe zurückweisen. Auf Grund dieser Erkenntnis kann man keinen Augenblick zweifelhaft sein, die Wirbel der verschiedenen rezenten Wirbeltierklassen für homologe Bildungen zu erklären.

Abgesehen von den Schleichenlurchen bahnt sich bei den übrigen Amphibien, und von da an aufwärts bei allen übrigen Vertebraten, eine Differenzierung des Achsenskelettes in einzelne Regionen an, derart, dass man eine Regio colli, thoracis, lumbalis, sacralis und caudalis unterscheiden kann. Dabei gilt als durchgehendes, für die ganze Wirbeltier-Reihe anwendbares Gesetz, dass sich die einzelnen Regionen stets auf Kosten benachbarter vergrössern, eine Erscheinung, welche bei Reptilien, Vögeln und Säugern viel typischer hervortritt, als bei Amphibien.

Wie bei den meisten Fischen, so erleidet auch bei den Urodelen im Larvenzustand die Chorda dorsalis eine vertebrale Einschnürung, während sie intervertebral weiterwächst und sich dementsprechend ausdehnt. Also handelt es sich auch hier um amphicöle Wirbelkörper, bei deren Entwickelung eine stufenweise fortschreitende Reduktion (Unterdrückung) des Knorpelgewebes beobachtet wird, und der ursprünglich als perichondral entstanden zu denkende Knochen infolgedessen den Charakter einer selbständigen Bildung gewinnt. Das Knorpelgewebe beschränkt sich somit immer mehr einerseits auf die Wirbelbogen, andererseits auf die intervertebralen Partien, wobei es sich allerdings mehr oder weniger weit in das Vorder- und Hinterende der einzelnen Wirbel hineinzieht und dabei die Chorda in verschiedenem Grade einschnürt, so dass sie schliesslich ganz zum Schwund gebracht werden kann. Endlich tritt ein Differenzierungs-, sowie ein von der Peripherie fortschreitender Resorptionsprozess in den betreffenden Knorpelteilen auf: es kommt in ihrem Innern zur Bildung einer Gelenkhöhle, so dass man am Wirbelkörper der höheren Urodelen vorne einen von Knorpel überzogenen Gelenkkopf, hinten dagegen eine von Knorpel ausgekleidete Pfanne unterscheiden kann (opisthocöler Wirbelcharakter). (Ein Blick auf die Fig. 41 *A—D* wird dieses deutlich illustrieren).

---

[1]) Es handelt sich dabei um jene im Bereich der Chorda dorsalis liegende Knochenstücke, welche von den Paläontologen bei den embolomeren und rachitomen Stegocephalen in wenig glücklicher Weise als Interzentra s. Hypozentra und als Pleurozentra s. Zentra bezeichnet werden.

Digitized by Google

Somit kann man in der Ausbildung der Urodelenwirbelsäule drei Etappen unterscheiden: 1. eine Verbindung der einzelnen Wirbelkörper durch die intervertebral ausgedehnte Chorda dorsalis, 2. eine Verbindung durch intervertebrale Knorpelmassen und 3. endlich eine gelenkige Verbindung. Diese drei verschiedenen Entwickelungsstadien finden ihre vollkommene Parallele in der Stammesentwickelung der geschwänzten Amphibien, indem sowohl alle fossilen Formen, wie z. B.

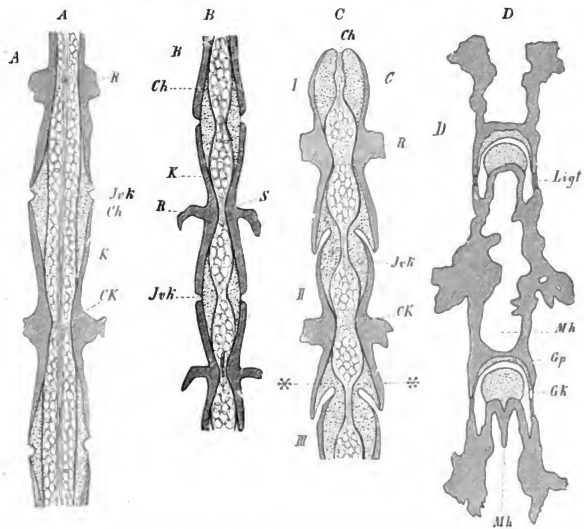


Fig. 41. Längsdurchschnitte durch die Wirbelsäule einiger Urodelen. A von Ranodon sib., B von Amblystoma tigrinum, C von Gyrinophilus porphyr. (die drei vordersten Wirbel *I, II, III*), D von Salamandrina perspicill. *Ch* Chorda, *CK* Intervertebrale Knorpel- und Fettzellen, *Gp, Gk* Gelenkpfanne und Gelenkkopf, *Jrk* Intervertebralknorpel, *K* Peripherer Knochenmantel des Wirbelkörpers, *Ligt* Ligamenta intervertebralia, *Mh, Mh* Markhöhlen, *R* Rippen und Querfortsätze, *S* Intervertebrale Einschnürung der Chorda bei Amblystoma tigr. ohne Knorpel- und Fettzellen. ** Die intervertebral liegenden Knorpelkommissuren.

die Stegocephalen der Kohle und die Labyrinthodonten, als auch die Perennibranchiaten, Derotremen, sowie viele Salamandrinen einfach bikonkave Wirbel ohne Differenzierung von Gelenkköpfen und -Pfannen aufweisen.

Im Gegensatz zu den Urodelen zeigen die Anuren-Wirbel in der Ontogenese eine reichere knorpelige Ausgestaltung, und stets kommt es zwischen den einzelnen Wirbelkörpern zu echten Gelenk-

Digitized by Google

bildungen, bei welchen der Gelenkkopf in der Regel am hinteren, die Gelenkpfanne am vorderen Wirbelende entsteht (procöler Typus)[1]). Ein weiterer Unterschied liegt in dem Verhalten der Chorda, indem sie intravertebral länger persistiert, als intervertebral, ein Verhalten, das an Lepidosteus und die Reptilien erinnert.

Wesentliche Verschiedenheiten endlich machen sich bei geschwänzten und ungeschwänzten Amphibien hinsichtlich der Schwanzwirbelsäule bemerklich. Der lange, an die Urodelen erinnernde Kaudalteil der Froschlarven-Wirbelsäule geht mit der Verwandlung des Tieres allmählich einer Rückbildung entgegen, und die innerhalb des Rumpfes gelegenen Wirbel fliessen schliesslich zu einem langen, ungegliederten, dolchartigen Knochen, dem sog. Steissbein (Os coccygis) synostotisch miteinander zusammen (Fig. 42, *Oc*).

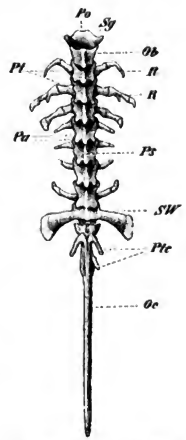


Fig. 42. Wirbelsäule von Discoglossus pictus. *Ob* oberer Bogen des ersten Wirbels, *Pa* Processus articularis, *Po* sein vorderer Fortsatz („Dens"), *Ps* Processus spinosi, *Pt* Processus transversi der Rumpfwirbelsäule. *Ptc* Processus transversi der Kaudalwirbelsäule (Os coccygis, *Oc*) *R* Rippen, *Sg* Die seitlichen Gelenkflächen des ersten Wirbels, *SW* Sakralwirbel.

Während obere Bogen allen Amphibien zukommen, finden sich untere nur bei Urodelen und sind hier auf den Schwanz beschränkt (vergl. das Kapitel über die Rippen).

Die Dornfortsätze, sowie die vom zweiten Wirbel an auftretenden, in der Regel doppelwurzeligen Querfortsätze zeigen die allerverschiedensten, häufig nach Körpergegenden variierenden Gestaltungen und Grössenverhältnisse. Eine besonders starke Entfaltung — und dies gilt vor allem für die Anuren — zeigt der Processus transversus des das Becken tragenden, einzigen Sakralwirbels.

An jedem Wirbel unterscheidet man bei allen Amphibien zwei Paare von Gelenkfortsätzen (Processus articulares s. obliqui), welche an der vorderen und hinteren Zirkumferenz der Basis des Wirbelbogens angeordnet sind und mit überknorpelten Flächen von Wirbel zu Wirbel dachziegelartig übereinandergreifen (Fig. 42, *Pa*). Rechnet man dazu noch das Verhalten der Dornfortsätze, die, wie oben erwähnt, bei manchen Urodelen miteinander artikulieren können, so lässt sich verstehen, wie aus der in ihren einzelnen Gliedern nur wenig beweglichen Wirbelsäule der Ganoiden und Selachier bei Amphibilien, wie vor allem bei Urodelen, eine elegante, in ihren einzelnen Stücken leicht bewegliche Kette geworden ist, welche in letzter Instanz auf die veränderte, dem Landleben angepasste Bewegungsart des Tieres zurückzuführen ist.

In Anpassung an die immer freier sich gestaltende Beweglichkeit des Kopfes erscheint der erste Wirbel in bestimmter Weise modifi-

[1]) Umgekehrt verhält es sich bei Bombinator, Alytes, Discoglossus, Pipa u. a.

Digitized by Google

ziert. Er wird Atlas genannt, obgleich er dem Atlas der höheren Wirbeltiere nicht homolog ist, und stellt im wesentlichen einen einfachen Ring mit schwachem Wirbelkörper dar. Rippen und Querfortsätze fehlen entweder ganz oder es sind letztere nur in Rudimenten vorhanden. Nach vorne zu, basalwärts, besitzt er einen schaufelartigen, die Artikulation mit dem Schädel vermittelnden Fortsatz, der sowohl nach Grösse als Form bei den verschiedenen Amphibiengruppen stark variiert. Ausser jenem Fortsatz, „Dens" s. „Processus odontoideus", ist der Atlas noch durch zwei laterale Gelenkpfannen mit den Condyli occipitales des Schädels verbunden. Der erste Wirbel wird als die einzige Vertebra cervicalis betrachtet, doch ist dazu zu bemerken, dass die Leibeshöhle erst im Bereich weiter nach hinten gelegener Wirbel beginnt.

Die grösste Wirbelzahl besitzen die Schleichenlurche (Gymnophionen). Unter diesen erreichen manche eine Körperlänge bis gegen 160 cm, und bei solchen Riesenexemplaren wurden 275 Wirbel gezählt (Wiedersheim). Bei Urodelen, wo man Hals-, Stamm-, Sakral- und Kaudalwirbel unterscheiden kann, zeichnen sich die Perennibranchiaten und Derotremen durch eine ungleich grössere Wirbelzahl (60—100) aus als die Salamandrinen. Auf die einzelnen Regionen verteilen sich die Wirbel folgendermassen, wobei aber individuelle Schwankungen nicht ausgeschlossen sind:

	Halswirbel	Stammwirbel	Sakralwirbel	Kaudalwirbel	Summe aller Wirbel
Salamandrina perspic.	1	13	1	32—42	47—57
Triton cristatus	1	15	1	36	53
Triton helveticus	1	12	1	23—25	37—39
Spelerpes fuscus	1	14	1	23	39

Bei den rezenten Anuren zählt man in der Regel acht präsakrale und einen sakralen Wirbel, welch letzterer wohl abgegliedert oder mit dem Os coccygis synostotisch verbunden sein kann. Die Frösche des Diluviums und des Tertiärs besassen elf wohl differenzierte Wirbel, wovon zwei auf das Steissbein kamen.

Reptilien.

In der Reihe der Reptilien gewinnt das Skelett im allgemeinen und so auch die Wirbelsäule einen solideren, stärkeren Charakter, jedoch existiert auch hier noch eine Gruppe, welche einen primitiven, bikonkaven oder amphicölen Wirbelcharakter mit intervertebral ausgedehnter Chorda besitzt, nämlich die Ascalaboten. Früher pflegte man auch die fossilen Rhynchocephalen, sowie die rezente Hatteria unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten, allein neuere Untersuchungen haben gezeigt, dass es sich zwischen den amphicölen Wirbeln von Hatteria um kein Chordagewebe handelt, sondern dass die Ausfüllung durch Bandscheiben bewirkt wird, ein Verhalten, welches zu demjenigen der Krokodile überleitet. Die Rhyncho-

Digitized by Google

cephalenwirbel lassen übrigens noch aufs Deutlichste den in der Einleitung zur Amphibienwirbelsäule erwähnten, ursprünglichen Zerfall des Wirbels in mehrere Teilstücke erkennen. (Göttе).

Bei allen übrigen Reptilien bleibt die Chorda während der Genese intravertebral länger ausgedehnt, geht aber nach vollendetem Wachstum zugrunde. In der Regel kommt es dann zu einer nach dem procölen Typus[1]) gebildeten Gelenkverbindung zwischen den einzelnen Wirbelkörpern, oder aber es bilden sich, wie bereits erwähnt, aus dem intervertebralen Gewebe Bandscheiben heraus, wie z. B. bei Krokodiliern.

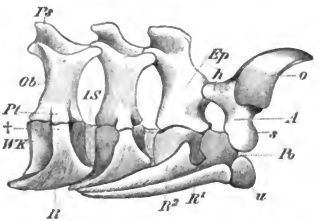


Fig. 43. Vorderer Abschnitt der Wirbelsäule eines jungen Krokodils. *A* Atlas, *o* der sogenannte Proatlas, d. h. letzter Rest eines einst zwischen Atlas und Hinterhaupt existierenden Wirbels, wie er auch noch bei Rhynchocephalen und Chamäleoniden angedeutet ist, *u* sein unteres Schlussstück, *s* seine Bogenteile, *Ep* Epistropheus, bei *h* mit den Seitenteilen des Atlas artikulierend, *IS* Intervertebralscheiben, *Ob* obere Bogen, *Pz* Dens (Processus odontoides), *Ps* Processus spinosi, *Pt* Processus transversi, von der Bogenwurzel entspringend und bei † mit den Rippen (*R*, *R*¹, *R*²) artikulierend, *WK* Wirbelkörper.

Was den Zerfall in einzelne Regionen, sowie das Auftreten von Wirbel-Fortsätzen anbelangt, so gilt dafür die für die Amphibien-Wirbelsäule aufgestellte Einteilung, doch besteht bei den Reptilien die Halswirbelsäule nicht, wie dort, nur aus einem, sondern immer aus mehreren Wirbeln; auch sind stets mindestens zwei Sakralwirbel mit kräftigen Querfortsätzen vorhanden. Ein gewöhnlich aus mehreren Stücken bestehender Atlas[2]), der dem vierten Amphibienwirbel entspricht, und ein mit einem Zahnfortsatz (Dens) versehener Epistropheus, welch letzterer den Amphibien gegenüber als eine neue Erwerbung erscheint, sind überall gut entwickelt (Fig. 43). Der Kopf erhält eine freiere Beweglichkeit, und die Wirbelsäule differenziert sich schärfer in die einzelnen Regionen. Bei Schlangen und Amphisbänen zerfällt sie nur in einen Rumpf- und Schwanzabschnitt.

Während der Körper und Bogen des Wirbels bei Lacertiliern, Ophidiern und (in der Regel) bei Cheloniern synostotisch miteinander verbunden sind, bleiben sie bei Krokodiliern (das ganze Leben?) durch eine Knorpelfuge getrennt[3]).

---

[1]) Über den sogenannten Proatlas und seine Bedeutung vergl. Fig. 43.

[2]) Sehr variable, ja sogar individuell schwankende Verhältnisse zeigt die Wirbelsäule der Schildkröten; es können hier in einem und demselben Individuum procöle, amphicöle, opisthocöle, ja selbst bikonvexe Wirbel mit knorpeligen, von der Chorda durchsetzten Intervertebralscheiben in bunter Reihenfolge miteinander abwechseln. Im allgemeinen erinnert der Schildkrötenschwanz in frühen Entwickelungsstadien an den Saurierschwanz und erfährt während der Ontogenese eine Reduktion. Über die Beziehungen der Chelonier-Wirbelsäule zum Hautskelett vergl. letzteres.

[3]) Die grösste, bis auf über 400 sich erstreckende Wirbelzahl findet sich bei Schlangen. Bei Amphisbänen und Scinken erhebt sie sich nicht über 140.

Digitized by Google

Vögel.

Nicht nur in phylogenetischer, sondern auch in ontogenetischer Beziehung stimmt die Vogelwirbelsäule mit derjenigen der Reptilien überein. Hier wie dort geht die Chorda dorsalis in der Regel später gänzlich verloren, und überall prägt sich eine starke Verknöcherung aus. Ein bikonkaver Wirbelcharakter, wie er noch bei Archäopteryx und bei dem aus der Kreide Amerikas stammenden Ichthyornis

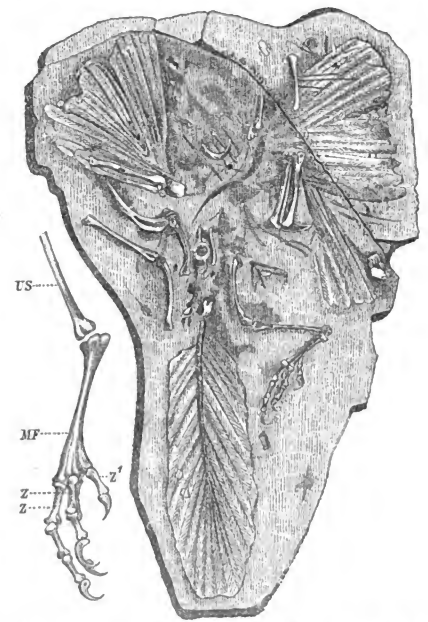


Fig. 44. Archaeopteryx lithographica. Nach Owen. Britisch. Museum. Linkerseits ist ein Teil der hinteren Extremität isoliert und in grösserem Formate dargestellt. *MF* Mittelfuss, *US* Unterschenkel, *ZZ*¹ Zehen.

vorliegt, kommt bei erwachsenen rezenten Vögeln nirgends mehr zur Beobachtung, wohl aber finden sich in der Ontogenese noch Andeutungen davon.

Wie bei Reptilien, so unterscheidet man auch bei Vögeln einen Hals-, Brust-, Lenden-, Kreuzbein- und Schwanzteil. Wirbelkörper und -bogen sind stets aus einem Guss und nirgends

Digitized by Google

mehr in der Art getrennt, wie es bei gewissen Reptilien der Fall ist. Dies gilt auch namentlich für den Atlas, in welchem sogar häufig das den Zahnfortsatz des Epistropheus (Dens) fixierende Querband verknöchern kann, so dass jener in einer Art von knöchernem Becher rotiert.

An der oft sehr langen und schlanken Halswirbelsäule, welche einer ausserordentlichen Beweglichkeit fähig ist, stehen die Wirbelkörper durch Sattelgelenke miteinander in Verbindung. Ihre Querfortsätze, von welchen die obere Spange vom Bogen, die untere vom Körper entspringt, sind durchbohrt, und dementsprechend sind auch die proximalen Rippenenden gabelig geteilt. (Vergl. hiermit die Wirbelsäule der Krokodilier, Fig. 43.)

In der Rumpfgegend sind die Wirbel untereinander zu einer nur wenig beweglichen, ja oft geradezu starren Masse verbunden, und zwischen ihnen liegen faserknorpelige, in ihrem Zentrum durchbohrte Bandscheiben.

Wie bei vielen Reptilien das Sakrum aus zwei Wirbeln besteht, so treten auch bei Vogelembryonen anfangs nur zwei Sakralwirbel mit dem Darmbein in Verbindung. In der weiteren Ent-

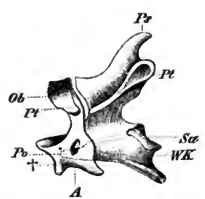


Fig. 45. Atlas und Epistropheus vom Grünspecht. *A* Unterer Atlasbogen, † Artikulationsstelle des letzteren mit dem Hinterhaupt, *Ob* oberer Atlasbogen, *Po* Dens (Processus odontoides), *Pz* Processus spinosus des Epistropheus, *Pt*, *Pt* Processus transversi, *Sa* sattelförmige Gelenkfläche, an der hinteren Zirkumferenz desselben, *Wk* Körper des Epistropheus.

wickelung werden aber immer mehr Wirbel resp. Rippen, und zwar lumbale, thorakale und kaudale ins Sakrum einbezogen und verschmelzen miteinander. Während man jene beiden ersten als primäre oder echte Sakralwirbel betrachten kann (Fig. 46, *W*), sind letztere als sekundäre Erwerbungen aufzufassen. Die Gesamtzahl der Sakralwirbel kann bis auf 23 steigen.

Die Querfortsätze der beiden echten Sakralwirbel ossifizieren für sich, also nicht vom Wirbelbogen aus. Somit sind sie morphologisch als Rippen zu betrachten, so dass auch hier, so gut wie bei Amphibien und Reptilien, das Becken eigentlich von Rippen getragen wird.

Der Kaudalteil zeigt bei den heutigen Vögeln stets einen mehr oder weniger rudimentären Charakter, ja die letzten Wirbel fliessen zu einer sagittal stehenden und manchmal auch seitlich sich ausbreitenden Platte zusammen. Sie ist nach hinten zugespitzt und

Digitized by Google

trägt die Steuerfedern; bis auf minimale Spuren der Quer- und Dornfortsätze sind alle Wirbelcharaktere verwischt (Pygostyl oder Urostyl). Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur gewisse Ratiten (nur bei Struthio findet sich ein Pygostyl), indem bei ihnen die einzelnen Wirbel bis zur Schwanzspitze hinaus abgegliedert bleiben. Dass dieses

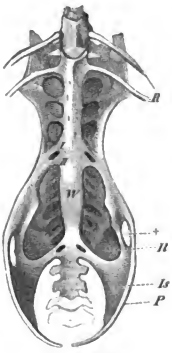


Fig. 46.

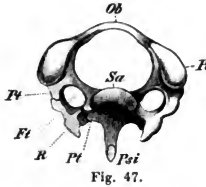


Fig. 47.

Fig. 46. Becken von Strix bubo. Ventralansicht. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, † Lücke zwischen Os ilei und Os pubis, *R* letztes Rippenpaar, Gegend der primären Sakralwirbel. Nach vorne wie nach hinten von *W* liegen die sekundären Sakralwirbel.

Fig. 47. Dritter Halswirbel von Picus viridis von vorne. *Ft* Foramen transversarium, *Ob* obere Bogen, *Pa* Processus articul., *Psi* dornartiger Fortsatz an der Unterfläche des Wirbels. *Pt*, *Pt* die beiden Spangen des Processus transversus, welche auf der einen Seite mit der Halsrippe *R* synostotisch zusammengeflossen sind.

Verhalten als das ursprüngliche gelten muss, wird, abgesehen von der Entwickelungsgeschichte, auch durch die Archaeopteryx lithographica bewiesen (Fig. 19, 44)[1]. (Über die Osteologie des Vogelschwanzes vergl. die Arbeit von E. D. van Oort.)

Säuger.

Bei den Säugern geht die Chorda dorsalis, welche hier länger intervertebral als intravertebral existiert, nach vollendetem Wachstum zugrunde, und es kommt zwischen den einzelnen Wirbeln zur Herausbildung faserknorpeliger Scheiben, welche im Zentrum, d. h. da, wo die Rückensaite in embryonaler Zeit eine Auftreibung zeigt, eine gallertige, pulpöse Masse erkennen lassen.

Eine ganz besondere Stellung nimmt der erste Halswirbel, der Atlas, ein, insofern sein Körper mit dem des zweiten, des Epistropheus (Axis), verschmilzt und dessen Zahnfortsatz (Processus odontoideus, s. Dens epistrophei) bildet. Der Atlas kann dabei ventral durch eine knöcherne Spange geschlossen bleiben, wie dies für die

[1]) Rechnet man auf das Pygostyl heutiger Vögel ca. 6, auf den Beckenteil 7—8, auf den freien, abgegliedert bleibenden Schwanzteil etwa 5 Wirbel, so resultiert auch hier in embryonaler Zeit noch die stattliche Zahl von 18—19 freien Schwanzwirbeln. Erst der Assimilationsprozess seitens des Beckens, sowie die Bildung des Pygostyls erzeugt dann jene grosse Kluft zwischen der Schwanzwirbelsäule der Archaeopteryx einer- und der rezenten Vögel andrerseits.

Digitized by Google

meisten Säugetiere gilt, oder befindet sich an der betreffenden Stelle nur ein fibröses Querband (manche Beuteltiere).

Auf Grund der oben geschilderten Beziehungen zwischen Atlas und Epistropheus bestehen sowohl zwischen den Körpern dieser beiden Wirbel als auch zwischen Atlas und Hinterhaupt wahre Gelenke, und dadurch unterscheidet sich diese Region in bemerkenswerter Weise von der ganzen übrigen Wirbelsäule [1]).

Die ganze Wirbelsäule ist knorpelig präformiert, später aber entwickeln sich in den einzelnen Wirbeln, und zwar im Körper sowohl als in den beiden, erst später sich anlegenden Bogenhälften, sekundär auch in den Processus spinosi, transversi und articulares, Ossifikationspunkte, welche allmählich miteinander zusammenfliessen, so dass der ausgebildete Wirbel aus einer einheitlichen kompakten Knochenmasse besteht. Besondere Ossifikationskerne an beiden Enden der Wirbelkörper („Epiphysenscheiben") sind für Säuger charakteristisch.

Im allgemeinen erscheint die Differenzierung der Wirbelsäule in die einzelnen Regionen durch formelle Verschiedenheiten der zugehörigen Wirbel viel schärfer durchgeführt, als bei den übrigen Wirbeltierklassen, und auf Grund dieses Verhaltens sind auch die betreffenden Abschnitte in der Regel einer sehr verschiedenen Bewegung fähig. So ist z. B. der Halsteil ungleich beweglicher, als die Rumpfwirbelsäule, doch kann es andererseits gerade zwischen den Zervikalwirbeln auch wieder zu ausgedehnten Verwachsungen kommen (Cetaceen, Dasypus, Talpa u. a.). Bei Choloepus Hoffmanni sowie bei Manatus kommen nur sechs Halswirbel vor, ein bei Säugern einzig dastehendes Verhalten.

Die Querfortsätze entspringen stets nur einwurzelig von der sog. Radix des Wirbelbogens, und auf der Ventralseite ihres distalen Endes sind sie zur Anlagerung des Rippenhöckers (Tuberculum costae) von Knorpel überzogen. An der Halswirbelsäule sind sie, ähnlich wie bei Vögeln, mit rudimentären Rippen zusammengeflossen, und dazwischen existieren Foramina transversaria [2]). In dem so gebildeten Kanal verläuft, wie bei Krokodiliern und Vögeln, die Arteria und Vena vertebralis.

Im Gebiet der Lumbal- und Sakralwirbelsäule, wo die Querfortsätze vom Wirbelkörper entspringen, sind in diesen zugleich Rippenelemente enthalten, weshalb man dafür besser den Namen Seitenfortsätze gebrauchen würde.

Es wird uns dies bei Besprechung der Rippen noch einmal beschäftigen, und für jetzt möchte ich nur betonen, dass bei den Säugern ebenso wie bei Amphibien, Reptilien und Vögeln das Becken von Rippen, resp. solchen plus Querfortsätzen getragen wird. Wie bei Reptilien und Vögeln, so sind auch bei Säugern in der Regel zwei primäre Sakralwirbel vorhanden, zu denen dann gewöhnlich (bei Beuteltieren allein bleibt es bei der Zweizahl) noch einige Kaudalwirbel sekundär hinzutreten [3]). Anfangs, wie die übrigen Wirbel von-

[1]) Ein im Ligamentum atlanto-supraoccipitale des Igels liegendes Knochenstückchen entspricht höchstwahrscheinlich dem „Proatlas" der Reptilien, d. h. dem Rest der Neurapophyse eines verloren gegangenen Wirbels.

[2]) Diese Löcher sind nicht überall vorhanden, so fehlen sie z. B. den Tylopoden und Myrmekophaga.

[3]) Bei Cetaceen und Sirenen fehlt, entsprechend dem rudimentären Charakter des Beckens, ein Sakrum.

Digitized by Google

einander getrennt, fliessen die Sakralwirbel später synostotisch zusammen, ohne dass jedoch die früheren Trennungsspuren ganz verloren gehen. Sie sind sowohl durch die Foramina sacralia, als durch

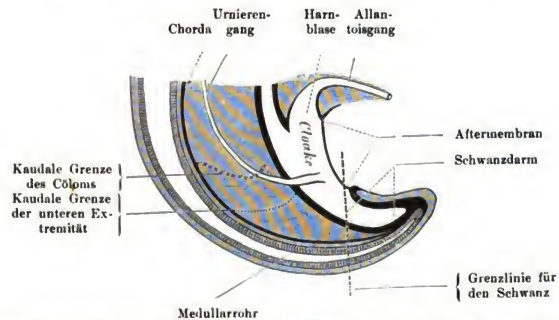


Fig. 48. Profilkonstruktion nach einem Plattenmodell eines menschlichen Embryos (4 mm grösste Länge), nach F. Keibel.

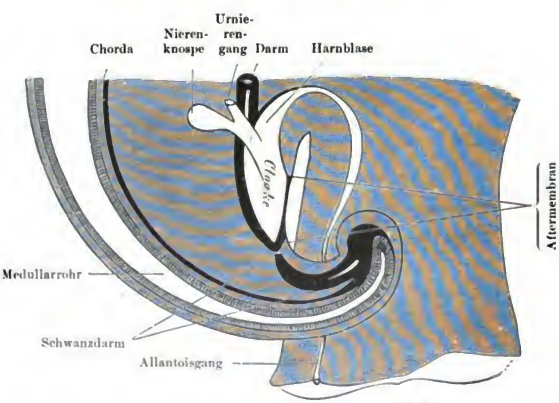


Fig. 49. Profilkonstruktion eines menschlichen Embryos von 8 mm Steissnackenlänge, nach F. Keibel.

quere, intervertebral gelagerte Knochenleisten angedeutet. Die Fortsatzbildungen sind am Sakralteil mehr oder weniger verwischt, jedoch unter Vergleichung mit der anstossenden Lendenwirbelsäule immer

Digitized by Google

mehr oder weniger leicht nachweisbar. Der erste Sakralwirbel erscheint bei Anthropoiden und vor allem beim Menschen vom Lendenteil wie abgeknickt, ein Verhalten, das beim Embryo und auch noch im ersten Kindesalter nur schwach ausgeprägt ist, später aber durch den aufrechten Gang, resp. Muskelzug und Druckverhältnisse sich immer mehr herausbildet. Die Folge davon ist, dass das unterste Ende der Lendenwirbelsäule ins Beckenlumen immer tiefer hereintritt und so das bildet, was man als Promontorium bezeichnet.

Die Schwanzwirbelsäule, an welcher sich da und dort, wie z. B. bei Sirenen, Cetaceen, Känguruhs, gewissen langschwänzigen Affen u. a., noch untere Bogen (Hämapophysen)[1]) entwickeln, zeigt in ihrer Ausdehnung grosse Extreme. So kann ihre Wirbelzahl bis auf ca. 50 (Manis makrura) steigen, während sie sich bei Primaten, wie z. B. beim Menschen, sehr reduziert zeigt. Hier finden sich in maximo 5—6, ja bei Affen mitunter eine noch geringere Zahl **(Os coccygis).** Bei der Katzenrasse der Insel Man sind nur drei Schwanzwirbel vorhanden, und ähnlich verhält sich die malayische Katzenrasse. Zu den Steissbeinwirbeln sind bei der Definition des Schwanzbegriffes auch noch die hinteren Sakralwirbel zu rechnen, da der ganze, kaudal von der Anheftungsstelle des Beckengürtels liegende Abschnitt der Wirbelsäule als Schwanz zu bezeichnen ist. Das Os coccygis stellt einen kurzen, stummelartigen Anhang dar, der, was speziell die menschlichen Verhältnisse anbelangt, beim Mann häufiger als beim Weib mit dem Sakralende synostotisch verschmelzen kann. Die einzelnen Wirbel sind, namentlich gegen das hintere Ende zu, äusserst rudimentär und stellen hier, aller Fortsätze entbehrend, nur noch Wirbelkörper dar. Im Gegensatz dazu zeigen sich die Schwanzwirbel derjenigen Säuger, die einen Greif- oder einen Ruderschwanz besitzen, vollkommener ausgebildet (neuweltliche Affen, Biber, Cetaceen usw.)[2]).

Hinsichtlich der genaueren Details verweise ich auf mein Buch „Der Bau des Menschen etc." und füge hier nur noch bei, dass menschlichen Embryonen von 4—6 mm ein richtiger, äusserlich deutlich sichtbarer Schwanz mit Segmenten, Medullarrohr, Chorda und Schwanzdarm zukommt. Diesem fetalen Schwanz gegenüber erscheint der dem Menschen dauernd eigentümliche, innere Schwanz wesentlich rückgebildet (Fig. 48, 49).

Rückblick.

Den Vorläufer des Achsenskelettes bildet ein elastischer Längsstrang, welcher epithelialen Ursprunges ist; dies ist die sogenannte Chorda dorsalis. Die Chorda umgibt sich mit zwei Hüllen, die man (weil zeitlich getrennt entstehend) als primäre und sekundäre Chordascheide bezeichnet. Das Schicksal der Rückensaite ist in der Reihe

[1]) Es muss dahingestellt bleiben, ob diese unteren Bogen den Hämapophysen der Anamnia homolog, oder ob sie als Neubildungen zu betrachten sind.

[2]) Die Schwanzflosse der Cetaceen und Sirenen wird nicht von Skeletteilen gestützt, sondern erweist sich nur durch eine endständige, horizontale Verbreiterung der Schwanzhaut in Form zweier seitlich auswachsender Flügel gebildet. Unter den Sirenen zeigt nur Halicore diese flügelartige Verbreiterung der Schwanzflosse, bei Manatus ist sie spatelförmig.

Digitized by Google

der Wirbeltiere ein sehr verschiedenes, je nachdem es sich um ein Fortbestehen des ursprünglichen, gleichmässig zylindrischen Stranges, oder nur um eine Wachstumsbeschränkung desselben durch die von der Umgebung einwuchernde Skelettsubstanz handelt. Infolge davon kann sie früher oder später einer Rückbildung, bezw. einem völligen Schwund anheimfallen. Letzteres gilt im allgemeinen nur für die höheren Wirbeltiere, während sie in der Reihe der Fische und aller Dipnoër in solcher Ausdehnung persistieren kann, dass sie neben den verhältnismässig nur gering entwickelten knorpeligen Teilen hinsichtlich der Festigung des Achsenskelettes noch weitaus die Hauptrolle spielt. Auch für gewisse Amphibien ist sie noch von Bedeutung, doch kommt es hier stets schon zu Einschnürungen.

Was die betreffenden Skelettelemente anbelangt, so treten bei niederen Formen zunächst nur sogen. obere und untere Bogen auf, welche ventral und dorsal von der Chorda dorsalis konfluieren. Dazu kommen dann bei fortschreitender Entwickelung Wirbelkörper und sogen. Interkalarstücke, welche die Chorda auch seitlich derart umwachsen, dass sie entweder intervertebral oder intravertebral eine Einschnürung erfährt. Aus den nicht verknorpelnden, bindegewebigen Partien gehen die Bandmassen (Ligamenta intervertebralia) hervor. Die oberen Bogen umschliessen das Rückenmark, die unteren können die Körperhöhle oder auch die Aorta umschliessen (Rippen, Basalstümpfe, Hämapophysen).

Als Kausalmoment für die Gliederung sind in phylogenetischer Hinsicht die Muskelwirkung und weiterhin die Bewegungsverhältnisse des Rumpfes im allgemeinen zu bezeichnen.

Während man an der Wirbelsäule der Fische nur einen Rumpf- und Schwanzteil unterscheiden kann, gliedert sich dieselbe von den Amphibien an in der Regel in einen Hals-, Brust-, Lenden-, Kreuzbein- und Schwanzabschnitt.

Zwischen den Wirbelkörpern bilden sich allmählich Knorpelmassen und später Gelenkverbindungen heraus, und zugleich kommt es zwischen den einzelnen Bogen zur Bildung von Gelenkfortsätzen. Infolgedessen büsst die stetig reduzierte Chorda ihre frühere Bedeutung als Bindemittel zwischen den einzelnen Wirbeln mehr und mehr ein und spielt eine immer untergeordnetere Rolle.

Zu den eben erwähnten Processus articulares treten noch weitere, den Muskeln zum Ansatz und Ursprung dienende und auf sie genetisch zurückführbare Fortsätze, die Processus spinosi und transversi („Processus musculares").

Nicht überall persistiert die gleichmässige Gliederung der Wirbe säule, sondern es kann an den verschiedensten Stellen, wie namentlich im Kaudal- und Sakralabschnitt bei Amphibien und Amnioten, zum Zusammenfluss einer grösseren oder geringeren Zahl von Wirbeln kommen.

In Anpassung an die freier sich gestaltende Beweglichkeit des Kopfes unterliegen der, bezw. die vordersten Wirbel bestimmten Modifikationen, welche sich schon bei den Amphibien anbahnen und bei den Amnioten durchgeführt erscheinen. Bei den letzteren werden diese beiden Halswirbel als Atlas und Epistropheus bezeichnet.

Während von den Reptilien an die Ossifikation der Wirbelsäule immer weiter fortschreitet und dadurch an Festigkeit gewinnt, be-

Digitized by Google

gegnet man in wenigen Ausnahmefällen (Askalaboten), doch noch einem Verhalten der Chorda dorsalis, welches an die primitiven Zustände gewisser Anamnia erinnert, und ein ähnliches Verhalten zeigen auch fossile Vogelformen.

Bei den Säugetieren erscheint die Differenzierung der Wirbelsäule in die einzelnen Regionen durch formelle Verschiedenheiten der zugehörigen Wirbel viel schärfer durchgeführt, als bei den übrigen Wirbeltiergruppen, und infolge dessen sind auch die betreffenden Abschnitte in der Regel einer sehr verschiedenen Bewegung fähig. Wie bei Krokodilen und Vögeln, so kommt es auch bei Säugern zwischen den einzelnen Wirbelkörpern zur Herausbildung faserknorpeliger Scheiben, und nur an zwei Stellen, nämlich zwischen Atlas und Epistrophus, sowie zwischen ersterem und dem Hinterhaupt differenzieren sich an den betreffenden Stellen wahre Gelenke. In den Seitenfortsätzen der Lumbal- und Sakralwirbel sind Rippenelemente enthalten und solche verwachsen auch mit den Querfortsätzen der Halswirbelsäule.

2. Rippen (Costae).

Ob die Rippen ursprünglich als selbständige Hartgebilde in den Myocommata oder, was wahrscheinlicher ist, als Abgliederungen gewisser Wirbelfortsätze zu denken sind, lässt sich, wie es scheint, bis dato noch nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Jedenfalls bestehen zwischen ihnen und dem Achsenskelett die allerinnigsten Lagebeziehungen, mögen dieselben primärer Natur oder erst sekundär erworben sein[1]).

In den Myosepten der grossen Seitenmuskeln liegend, umgreifen die Rippen bei voller Entfaltung als schlanke, spangenartige Gebilde die Rumpfhöhle mehr oder weniger vollständig, oder stellen nur kurze, wenig gekrümmte oder auch ganz horizontale, zapfenartige Anhängsel der Wirbelsäule dar.

Eine grosse, über die ganze Länge der Wirbelsäule sich erstreckende Rippenzahl ist einer, zumal bei den höheren Typen vorkommenden, geringeren Zahl gegenüber im allgemeinen als das primitivere Verhalten zu bezeichnen. — Bei einer aufmerksameren Betrachtung wird man bald gewahr, dass zwischen den Rippen der verschiedenen Wirbeltiergruppen keine durchgängige Homologie besteht, dass also z. B. die Rippen der meisten Fische und der Dipnoër unter einen anderen morphologischen Gesichtspunkt fallen, als diejenigen der Amphibien und Amnioten. Sehr wichtig für die Beurteilung dieser Verhältnisse sind die Lagebeziehungen der Rippen zu den Weichteilen (Muskulatur).

Fische und Dipnoër.

Bei Fischen kann man zwei Arten von Rippen unterscheiden: obere und untere, welch letztere auch Pleuralbögen genannt werden. Beide Rippenformen, in verschiedenen Höhen der trans-

[1]) Bei Hatteria-Embryonen sieht man noch im Knorpelstadium den kontinuierlichen Zusammenhang zwischen Wirbel und Rippe.

Digitized by Google

versalen Myosepten liegend, gehören zum unteren Bogensystem der Wirbelsäule und sind als abgegliederte Fortsätze der primitiven Basalstümpfe aufzufassen[1]). Die Hauptfaktoren bei diesem Abgliederungsprozess vom Achsenskelett spielen in erster Linie die Muskeln, dann aber auch Volumsänderungen des Cöloms und die verschiedensten Bewegungseinflüsse.

In der Schwanzregion, d. h. an der Grenze des Cöloms, fliessen die unteren Rippen samt ihren Basalstümpfen zur Bildung der unteren Wirbelbogen (Hämalbogen) (vergl. das Kapitel über die Wirbelsäule) zusammen[2]).

Die oberen Rippen, welche sich am Aufbau der Hämalbogen nicht beteiligen, werden gegen das hintere Rumpfende zu rudimentär, setzen sich aber gleichwohl noch als seitliche Anhänge der Hämal-

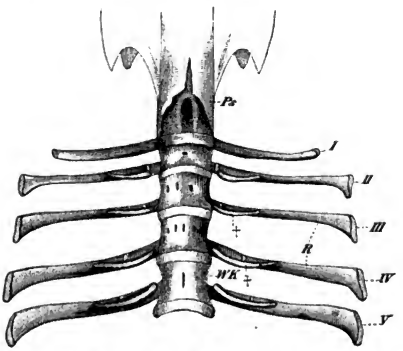


Fig. 50. Vorderende der Wirbelsäule von Polypterus, ventrale Ansicht. *I—V* erste bis fünfte dorsale oder obere Rippenspange (im Sinne der Amphibienrippen zu deuten), †† ventrale oder untere, an der Unterfläche der Basalstümpfe liegende echte Fischrippen, *Ps* Parasphenoid, *WK* Wirbelkörper.

bogenbasen zwischen ep- und hypaxonischer Muskulatur auf die Schwanzwirbelsäule fort. — Bei Dipnoërn und den meisten Ganoiden finden sich einzig und allein untere Rippen, und sie sind allem Anschein nach phylogenetisch älter als die oberen.

Die oberen Rippen müssen erst später, d. h. nach Ausbildung des erst nachträglich entstandenen horizontalen Myoseptums, hinzugekommen sein [Crossopterygier, einige Teleostier[3]) (Salmo-

[1]) Nach einer anderen, oben schon erwähnten Auffassung würden die Rippen ursprünglich selbständig in den Myosepten entstehen und erst sekundär (während der Phylogenese) mit den Basalstümpfen verschmelzen. Ein Zusammenhang der Rippen mit diesen während der Ontogenese würde dann als eine cänogenetische Erscheinung zu beurteilen sein.

[2]) Bei den Teleostiern beteiligen sich an den betreffenden Bogenbildungen nur die Basalstümpfe; die Rippen nehmen nicht daran teil.

[3]) Die oberen Rippen der Teleostier sind so gut wie die unteren fast stets knorpelig präformiert, und schon diese Tatsache wiegt schwer genug, um einer Verwechslung

Digitized by Google

niden, Clupeiden)], so dass also auf jedes Rumpfsegment zwei Rippenpaare entfielen.

Weiterhin aber kam es bei manchen Formen zu Rückbildungen der unteren Rippen, ein Prozess, den wir bei Selachiern durchgeführt sehen. Hier sind also nur obere Rippen vorhanden.

Bei Amphioxus, den Cyklostomen, Chimären und manchen Rochen (Rajidae) existiert an der Stelle, wo man die Rippen erwarten sollte, ein basalwärts von der Chorda auswachsender und in die Leibeswand sich hineinerstreckender, fibröser Faserzug. In diesen Fällen kann man also noch nicht von eigentlichen Rippen reden, und auch bei den Squaliden, von welchen später noch die Rede sein wird, stellen die Rippen in der Regel nur kurze Spangen dar. Auch unter den Knochenfischen (Lophobranchier z. B.), sowie unter den Ganoiden gibt es rippenlose und solche Formen, bei welchen die Rippen einen rudimentären Charakter besitzen. Letzteres gilt z. B. für Spatularia, wo sie auf minimale Knorpelspangen, welche überdies nur der vorderen Hälfte der Rumpfwirbelsäule zukommen, reduziert sind.

Amphibien.

Die Amphibienrippen entsprechen den oberen Fischrippen, und wie diese verbinden sie sich überall mit Basalstümpfen

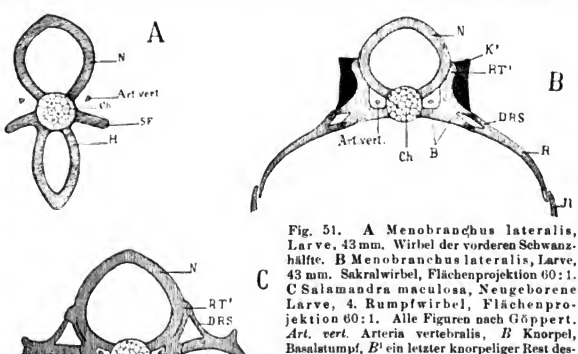


Fig. 51. **A** Menobranchus lateralis, Larve, 43 mm. Wirbel der vorderen Schwanzhälfte. **B** Menobranchus lateralis, Larve, 43 mm. Sakralwirbel, Flächenprojektion 60:1. **C** Salamandra maculosa, Neugeborene Larve, 4. Rumpfwirbel, Flächenprojektion 60:1. Alle Figuren nach Göppert. *Art. vert.* Arteria vertebralis, *B* Knorpel, Basalstumpf, B^1 ein letzter knorpeliger Rest desselben bei der Salamanderlarve, B^2 knöchernes Ersatzstück desselben, *Ch* Chorda, *DRS* dorsale Rippenspange, *N* Neuralbogen, *R* Rippe, *RT*, RT^1 ventraler und dorsaler Abschnitt des Rippenträgers, *SF* seitlicher Fortsatz des Hämalbogens *H*.

oder doch wenigstens mit Resten von solchen. Diese Basalstümpfe sitzen, ganz wie bei den Fischen, ursprünglich (Menobranchus-

mit den den Transversalsepten angehörigen Seitengräten vorzubeugen. Diese, sowie die schiefen Rücken- und Bauchgräten sind einfache Sehnenverknöcherungen, welche zuweilen eine beträchtliche Stärke erreichen können.

Digitized by Google

und Salamander-Larven) der Ventralseite des Wirbels, bezw. der Chorda an und gehen am Schwanz ebenfalls in die Hämalbögen [1]) über. Weiterhin kann es nun aber, und zwar im augenscheinlichen

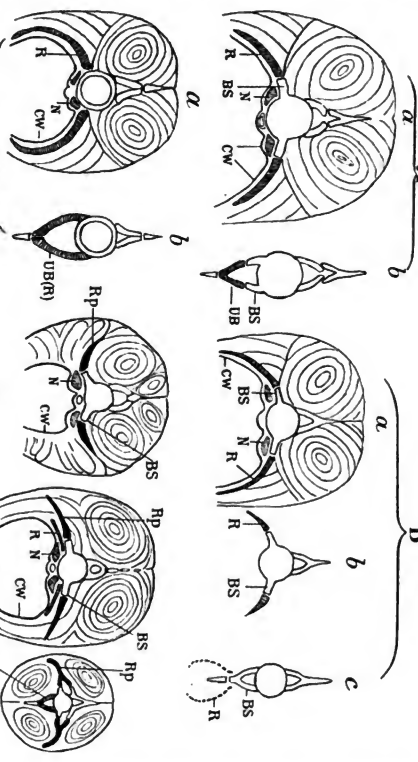


Fig. 52. Querschnitte durch den Körper von Fischen, Dipnoërn und Amphibien, um die Rippen, bezw. die unteren Bogen zu demonstrieren. Halbschematisch. Allgemein gültige Bezeichnungen: *BS* Basalstümpfe, *CW* Colomwand, *N* Niere, *R* echte Fischrippen, welche bei Urodelen (Caudatagrund) noch in Form der unteren Bogen auftreten, [Fig. *F* bei *UB(R)*]. *Rp* Rippen im Sinne der Amphibien und Amnioten, *UB* untere Bogen. Fig. *A*, *a*, *b* Ganoiden; *B*, *a*, *b*, *c* Teleostier, *C*, *a*, *b* Dipnoër, *D* Selachier, *E* Polypterus, *F* Amphibien (Urodelen) (Schnitt durch die Schwanzwurzel). Die homologen Teile sind stets technisch in derselben Weise gehalten: Fischrippen schraffiert, Amphibienrippen und ihre Homologa bei Fischen schwarz.

Zusammenhang mit einem schon bei Salamandrinen erfolgenden Hochstand des horizontalen Myoseptums, zu einer dorsal gerichteten

[1]) Die Hämalbögen der Amphibien scheinen, wie diejenigen der Selachier, denjenigen der Ganoiden und Dipnoër homolog zu sein, d. h. sie enthalten eine den unteren Rippen (Pleuralbögen) entsprechende Komponente.

Digitized by Google

Verlagerung der knorpeligen Basalstümpfe auf die Aussenfläche der Neuralbögen kommen. (Gymnophionen, Anuren.) Bei den Urodelen bleibt der knorpelige Basalstumpf oder Rippenträger zunächst dem Wirbelkörper angeschlossen, entsendet aber sekundär einen zur Aussenseite des Neuralbogens aufsteigenden und mit ihm sich verbindenden Fortsatz, welcher stärker und stärker sich entwickelnd, zum Hauptträger der Rippe werden kann. Der proximale Teil des primitiven Basalstumpfes kommt dabei bis auf seltene Ausnahmen nicht mehr zur Entwickelung, und an seine Stelle tritt eine vom Wirbelkörper entspringende Knochenspange, die im allgemeinen keine knorpelige Anlage besitzt.

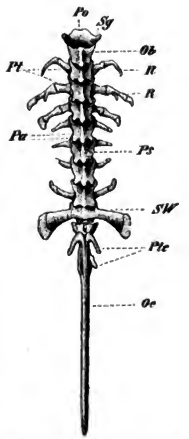


Fig. 53. Wirbelsäule von Discoglossus pictus. *Ob* oberer Bogen des ersten Wirbels, *Pa* Processus articularis, *Po* sein vorderer Fortsatz („Dens"), *Ps* Processus spinosi, *Pt* Processus transversi der Rumpfwirbelsäule. *Ptc* Processus transversi der Kaudalwirbelsäule (Os coccygis, *Oc*), *R* Rippen, *Sg* die seitlichen Gelenkflächen des ersten Wirbels, *SW* Sakralwirbel.

Abgesehen von dieser Umwandlung und Verlagerung des Basalstumpfes zeigen nun aber auch die Rippen selbst bei Urodelen und Gymnophionen eine Gabelung ihres proximalen Endes in zwei Spangen, eine ventrale und eine dorsale. Die ventrale entspricht der ursprünglichen Rippenanlage, die dorsale ist eine sekundäre Bildung, die im Dienste einer ausgiebigeren Befestigung der Rippe steht, und deren sekundäre Bedeutung sich auch in der Verschiedenheit ihrer proximalen Verbindungsstelle äussert (bei Urodelen an verschiedenen Teilen des Rippenträgers, bei Gymnophionen an verschiedenen Stellen des oberen Bogens selbst [E. Göppert[1]]).

Die Amphibienrippen erreichen nie eine beträchtliche Ausdehnung; sie besitzen nur eine mässige Krümmung, und von einer Umschliessung des Rumpfes ist keine Rede. Bei Anuren stellen sie sogar nur ganz kurze, stummelartige, mit den Querfortsätzen häufig synostotisch verbundene Anhängsel dar, und dass es sich dabei um Rückbildungen handelt, kann keinem Zweifel unterworfen sein. Eine Bifurkation ihres proximalen Endes besteht bei Anuren nicht.

In vielen Fällen sind die Urodelen-Rippen auf den Rumpf beschränkt, zuweilen aber finden sich noch ein oder mehrere Paare in der vorderen Kaudalgegend, wo es sich bereits um die allmähliche Entwickelung von Hämalbogen handelt.

Zum Schlusse sei noch der bei manchen Amphibien (Menobranchus, Menopoma, Bombinator) in den ventralen Myo-

[1]) Nach einer anderen Auffassung würde es sich bei den zweiwurzeligen Amphibienrippen um eine ab origine doppelte Bildung, d. h. um eine diskrete Entstehung der Dorsalspange und um eine erst sekundär erfolgende Verschmelzung derselben mit der Ventralspange handeln.

Digitized by Google

commata sich entwickelnden knorpeligen Bauchrippen gedacht. Bauchrippen finden sich auch bei fossilen Formen.

Reptilien.

Die Rippen der Amnioten sind, wie schon erwähnt, auf diejenigen der Amphibien zurückzuführen, wachsen aber ventralwärts weiter aus und umspannen als solide Skelettgebilde reifenartig die Leibeshöhle. Auch im Schwanzteil können noch Rippen auftreten, so z. B. bei Hatteria, wo mindestens sieben, bisweilen aber noch mehr Kaudalrippenpaare existieren.

Der dorsale (proximale) Abschnitt der Rippe kann von dem seitlichen und ventralen abgegliedert sein, und gerade die Homologie jenes proximalen Stückes mit der Urodelenrippe liegt klar zutage, wenn auch die ventralen Teile des Seitenrumpfmuskels bei den meisten Amnioten (Schlangen machen eine Ausnahme) noch mehr zurücktreten, als bei Urodelen. Immerhin sind aber auch hiervon, zumal in der Hals- und Lendengegend und namentlich in der Schwanzregion, nicht unbedeutende Reste erhalten. In der Regel fliesst eine gewisse Anzahl von Rippen bauchwärts zu einem sogenannten **Brustbein (Sternum)** zusammen. Die hieran direkt beteiligten Rippen werden als „wahre" den übrigen als den „falschen" gegenübergestellt.

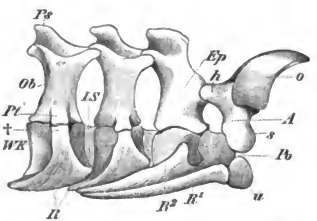


Fig. 54. Vorderer Abschnitt der Wirbelsäule eines jungen Krokodils. *A* Atlas, *o* der sogenannte Proatlas, d. h. letzter Rest eines einst zwischen Atlas und Hinterhaupt existierenden Wirbels, wie er auch noch bei Rhynchocephalen und Chamäleoniden angedeutet ist, *u* sein unteres Schlussstück, *s* seine Bogenteile, *Ep* Epistrophens, bei *h* mit den Seitenteilen des Atlas artikulierend, *IS* Intervertebralscheiben, *Ob* obere Bogen, *Po* Dens (Processus odontoides), *Ps* Processus spinosi, *Pt* Processus transversi, von der Bogenwurzel entspringend und bei † mit den Rippen (*R*, *R*¹, *R*²) artikulierend, *WK* Wirbelkörper.

Die geringste Differenzierung zeigen die Rippen der Schlangen, indem sie sich hier, ohne ein Brustbein zu bilden, in ziemlich gleichmässiger Form und Grösse vom dritten Halswirbel an, den ganzen Rumpf entlang, bis zum After erstrecken. Bei Lacertiliern, wo man ein dorsales, knöchernes, ungegabeltes und ein ventrales, knorpeliges Stück unterscheiden kann, erreichen sie zu dreien oder vieren das Brustbein, bei Krokodiliern zu acht bis neun[1]).

Bei den Cheloniern fehlen Halsrippen, im Rumpfteil dagegen sind Rippen vorhanden und bilden durch ihre Verbreiterung die Kostalplatten des Rückenschildes. (Vergl. das Hautskelett.)

[1]) Über „Processus uncinati" vergl. den Abschnitt über Vögel. Das proximale Ende der Hatteria-Rippen ist in dorso-ventraler Richtung stark verbreitert und zeigt, indem es sowohl mit dem Wirbelkörper als mit dem Wirbelbogen in Verbindung steht, bereits die Andeutung eines Zerfalls in ein Capitulum und ein Tuberculum costae. Über die Furchenbildung kommt es aber nicht hinaus.

Digitized by Google

Ihr proximales, ungegabeltes Ende entspringt zwischen je zwei Wirbeln am Zusammenstoss des Corpus und Arcus vertebrae.

Die proximalen Enden der Krokodilierrippen sind in der Halsgegend, den doppelten Querfortsätzen entsprechend gegabelt, wodurch ein Kanal gebildet wird. Weiter nach hinten nehmen die Rippen an Länge zu und gliedern sich in zwei bis drei gelenkig verbundene Abschnitte. Dabei löst sich allmählich die Rippe vom Wirbelkörper los, und der immer stärker auswachsende Querfortsatz erscheint nun allein als Rippenträger.

Vögel.

Eine viel ausgesprochenere, offenbar mit dem Atmungsgeschäft in Verbindung stehende Gliederung in einen vertebralen und sternalen Abschnitt zeigen die Vogelrippen, an welchen sich ausserdem noch sogen. Hakenfortsätze (Processus uncinati) entwickeln. Diese greifen dachziegelartig auf die nächsthinteren Rippen über und bringen dadurch ein sehr festes Gefüge zustande. Die Festigkeit steigert sich noch durch die zuweilen grosse Breite der einzelnen Rippen, sowie durch die oben schon erwähnte (oft synostotische) Vereinigung der Dorsalwirbel und durch die später zu besprechenden Brustbein- und Schultergürtel-Verhältnisse. In den Processus uncinati, wie auch in manchen anderen Punkten, liegen verwandtschaftliche Beziehungen zu den Reptilien, wie z. B. zu Hatteria und den Krokodiliern. Die das Sternum erreichende Zahl der Rippen schwankt zwischen zwei (Dinornis elephantopus) und neun (Cygnus). Bezüglich der Sakralrippen verweise ich auf die Wirbelsäule.

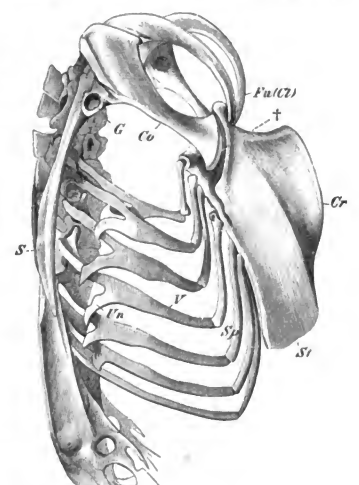


Fig. 55. Rumpfskelett eines Falken. *Co* Korakoid, welches mit dem Sternum (*St*) bei † gelenkig verbunden ist, *Cr* Crista sterni, *Fu* (*Cl*) Furcula(Klavikula), *G* Gelenkfläche der Skapula für den Humerus, *S* Skapula, *Sp* Sternaler Abschnitt der Rippen, *Un* Processus uncinati, *V* vertebraler Abschnitt der Rippen.

Die Rippen der Archäopteryx waren noch schlank, rundlich, ähnlich wie bei Eidechsen. Das dünne Sternum zeigt die dachförmige Zuschärfung noch stärker ausgeprägt, als irgend ein rezenter Karinate. Als eine Übergangsform zwischen dem Reptilien- und Karinaten-

Digitized by Google

Sternum kann das Archäopteryx-Sternum nicht bezeichnet werden. Ob eine Carina vorhanden war, steht dahin.

Säugetiere.

Bei Säugetieren verwachsen die Halsrippen in der Regel vollständig mit den Wirbeln unter Bildung eines Foramen transversarium; die letzte Halsrippe kann in guter Ausbildung frei und gelenkig mit dem zugehörigen Wirbel verbunden sein[1]) (Choloepus Hoffmanni). Die Zahl der mit knorpeligen oder seltener mit knöchernen Endstücken das Sternum erreichenden Rippen ist eine sehr schwankende[2]). Das Sternum kann, wie dies bei den Reptilien bereits erwähnt wurde, von den Rippen direkt (Costae verae) oder indirekt (Costae spuriae) unter Bildung eines sog. Rippenbogens erreicht werden. Kommt es nicht mehr zu letzterer Bildung und stecken die betreffenden Rippen einfach in den fleischigen Bauchdecken, so spricht man von Costae fluctuantes. Bei Cetaceen sind die hintersten Rippen ohne jegliche Verbindung mit der Wirbelsäule.

Die Costae verae und spuriae besitzen stets ein Capitulum, ein Collum, ein Tuberculum und ein Corpus (vergl. Fig. 56).

Das Capitulum artikuliert in der Gegend der Intervertebralscheiben mit je zwei Wirbelkörpern, oder kommt es auch nur zur Verbindung mit einem Wirbelkörper. Die Tubercula artikulieren mit der überknorpelten Ventralfläche der Querfortsätze, die ihnen gewissermassen als Strebepfeiler dienen. Bei den fluktuierenden Rippen sind alle diese Verhältnisse mehr oder weniger verwischt: dabei sind sie viel kürzer und besitzen einen durchaus rudimentären Charakter.

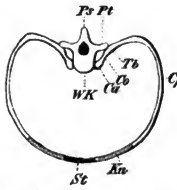


Fig. 56. Rippenring des Menschen. *Ca* Capitulum-, *Co* Collum-, *Cp* Corpus costae, *Kn* Rippenknorpel, *Pt*, *Ps* Processus transversus und spinosus vertebrae, *St* Sternum, *Tb* Tuberculum costae, *WK* Wirbelkörper.

Die Gesamtzahl der eigentlichen Rippen (Costae thoracales) schwankt zwischen 9 (Hyperoodon) und 24 (Choloepus), beträgt aber meist 13.

Die Entwickelungsgeschichte lehrt, dass sich auch im Bereich der Lenden- und Kreuzbeinwirbel der Säugetiere Rippen anlegen, die aber später mit der vorderen Zirkumferenz der Seitenfortsätze verwachsen. Dies ist speziell für den Menschen nachgewiesen, und es lässt sich hier aufs deutlichste eine im Laufe der Phylogenie erfolgende Reduktion von Rippen nicht nur am unteren, sondern auch am oberen Thorax-Ende nachweisen. Dies erhellt aber nicht allein aus der Entwickelungsgeschichte, sondern auch aus dem rudimentären Charakter der in jenen Grenzzonen liegenden Rippen, sowie endlich aus dem hier und da zu beobachtenden Auf-

1) Auch bei Manatus trägt der 7. Halswirbel eine lange Rippe, welche sich ligamentös mit der nächsten Rippe verbindet. Die Rippen des 8. und 9. Wirbels von Bradypus erreichen das Sternum nicht und sind deshalb als lange, frei bewegliche Halsrippen zu betrachten.

2) Bei Manatus erreichen nur 2 oder höchstens 3 Rippen das Sternum, bei Ateles und Cebus 10.

Digitized by Google

treten „überzähliger" Rippen, die im Sinne eines Rückschlages zu deuten sind.

Man kann bei den Säugetieren zwei Typen von Thoraxformen, einen primitiven und einen sekundären, unterscheiden. Der erstere findet sich viel verbreiteter als der letztere und erstreckt sich auf weitaus die grösste Zahl der Säugetiere; er charakterisiert auch noch die niedrigstehenden Affen. Bei jenem primitiven Typus handelt es sich um eine langgestreckte Thoraxform, bei welcher der dorso-ventrale Durchmesser den transversellen weit überwiegt, so dass der Brustkorb kielartig erscheint. Der zweite Typus findet sich bei den Anthropoiden und beim Menschen[1]).

Hier hat der dorso-ventrale Durchmesser im Vergleich zum transversellen bedeutend an Grösse abgenommen; der breite Thorax erhält dadurch eine Fassform, welche oft sogar einen von vorn nach hinten platt gedrückten Körper darstellt. Dieser sekundäre Thoraxtypus hat den primären ontogenetisch und phylogenetisch zum Vorgänger.

3. Sternum (Brustbein).

Bei **Fischen** existiert kein Sternum. Zum erstenmal tritt es, und zwar in seiner primitivsten Form, bei **Amphibien** als ein kleines, in der Medianlinie der Brust gelegenes, mannigfach gestaltetes Knorpelplättchen auf, welches sich bei Urodelen und Anuren ursprünglich paarig anlegt, später mit seinem Gegenstück zusammenwächst und genetisch auf verknorpelnde Myokommata im Bereich des medialen Randes vom M. rectus abdominis (Linea alba) zurückzuführen ist. Eben denselben Ursprung nimmt auch jenes Skelettstück, welches in der ventralen Mittellinie bei Anuren (Raniden) von jenem Punkte aus oralwärts sich erstreckt, wo die beiden medialen Enden der Klaviculae zusammenstossen. (Fig. 57, **D**, Os, Os[1].) Ich meine das sogenannte **Omosternum.** Jene knorpeligen Myocommata müssen bei den Vorfahren der rezenten Amphibien in grösserer Anzahl vorhanden gewesen sein (vergl. Menobranchus).

Mit dem sternalen Knorpelplättchen (Fig. 57, **A, B,** St) treten die medialen Korakoidränder derart in Verbindung, dass sie jederseits in einen Falz desselben aufgenommen und durch Bindegewebe locker darin befestigt werden. Dies gilt für die meisten Urodelen[2]) und für gewisse Anuren, wie z. B. für die Unke, die Geburtshelferkröte, Pipa und Discoglossus. Bei Rana dagegen, wo es zu einer viel festeren Verbindung der beiden Schultergürtelhälften in der ventralen Mittellinie kommt, erscheint es mit seiner weitaus grössten Masse nach rückwärts von den zusammenstossenden Korakoidplatten und nur zum kleinsten Teil zwischen diesen beiden gelagert.

---

[1]) Bei den Kleinfledermäusen hat der Thorax in Anpassung an das Flugvermögen, bezw. an die starken Brustmuskeln in dorso-ventraler Richtung eine starke Abplattung erfahren und eine fast viereckige Form angenommen. Zugleich ist er sehr verkürzt.

[2]) Bei den Ichthyoden und Derotremen fehlt das Sternum entweder gänzlich (Proteus, Amphiuma) oder es ist viel einfacher entwickelt als bei den übrigen geschwänzten Amphibien (Rückbildungserscheinungen). Bei Tritonen und Rana legt es sich gleich von vorneherein unpaar an (abgekürzte Entwickelung).

Digitized by Google

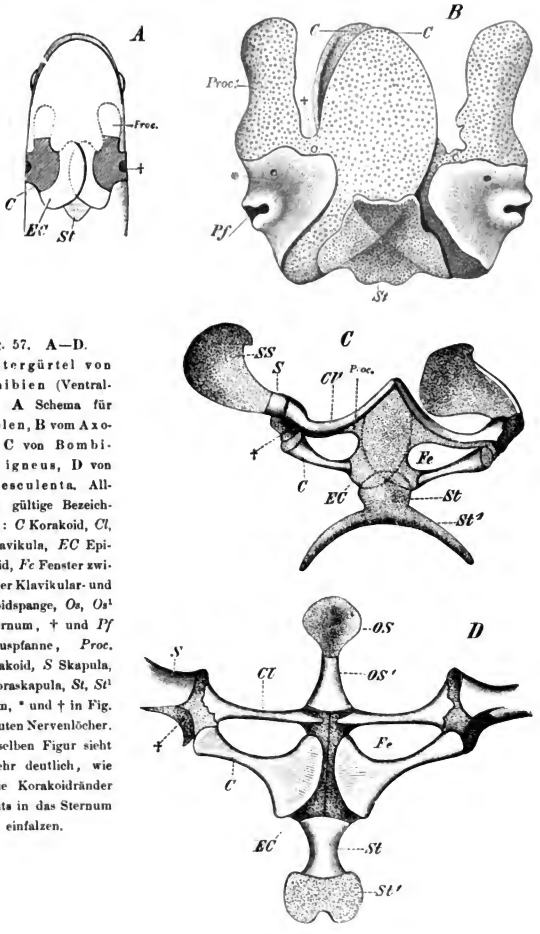


Fig. 57. A—D. Schultergürtel von Amphibien (Ventralseite), A Schema für Urodelen, B vom Axolotl, C von Bombinator igneus, D von Rana esculenta. Allgemein gültige Bezeichnungen: *C* Korakoid, *Cl*, *Cl*¹ Klavikula, *EC* Epikorakoid, *Fe* Fenster zwischen der Klavikular- und Korakoidspange, *Os*, *Os*¹ Omosternum, † und *Pf* Humeruspfanne, *Proc.* Prokorakoid, *S* Skapula, *SS* Supraskapula, *St*, *St*¹ Sternum, * und † in Fig. B bedeuten Nervenlöcher. In derselben Figur sieht man sehr deutlich, wie sich die Korakoidränder jederseits in das Sternum einfalzen.

Digitized by Google

Von einer Falzbildung mit eingelassenen Korakoidrändern ist also hier keine Rede, da es sich um kein Übereinanderscheiben derselben handelt (Fig. 57, **D**). Aus den eben genannten Figuren sind auch die formellen Verhältnisse, auf die ich hier nicht weiter eingehen will, deutlich zu erkennen.

Was nun das Sternum der **Amnioten** anbelangt, so ist es, wie dies für den Schultergürtel im Allgemeinen gilt, nach seiner formellen Ausbildung zum grossen Teil abhängig von der Funktionsweise der oberen Extremität. Es entsteht in der Art, dass jederseits von der ventralen Mittellinie eine Anzahl von Rippen zu einem Knorpelstreifen („Sternalleiste") zusammenfliesst. Indem sich beide Streifen medianwärts entgegenwachsen, bildet sich schliesslich eine unpaare, knorpelige Platte, von der sich die Rippen sekundär abgliedern und später verknöchern. So lautet die gewöhnliche Lehre, allein gewichtige Stimmen sprechen dafür, dass das Brustbein, und zwar speziell das der Säuger in seiner knorpeligen Anlage selbständig entsteht und mit den Rippen erst sekundär in Verbindung tritt.

Dieselben Lagebeziehnungen, wie wir sie oben für das Sternum und den Schultergürtel der Amphibien konstatieren konnten, existieren nun auch bei Reptilien[1]) und Vögeln, ja sogar noch bei den niedersten Säugetieren (Monotremen). Überall treten hier (Fig. 55, 59, 61) die Korakoide mit dem oberen oder dem seitlichen Rande der Brustbeinplatte in direkte Verbindung.

Eine mächtige, auf das Fluggeschäft berechnete Entfaltung gewinnt das (häufig gefensterte) Sternum bei den Vögeln, wo es eine breite, und bei der weitaus grössten Zahl mit einem scharfen Kamm (Crista s. Carina sterni) — Ursprungsleiste für die Flugmuskulatur[2]) — versehene, die ventrale Rumpfwand bedeutend festigende Platte darstellt („Aves carinatae") Fig. 55. Im Gegensatz dazu stehen die in der Regel durch ein breites, schwach oder stark gewölbtes, schildartiges Sternum charakterisierten Laufvögel, die Ratiten.

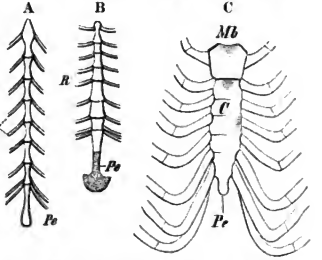


Fig. 58. **A** Brustbein vom Fuchs; **B** vom Walross, **C** vom Menschen. *C* Corpus sterni, *Mb* Manubrium sterni, *Pr* Processus ensiformis sterni, *R*, *R* Rippen.

Mit dem Säugerbrustbein verbindet sich gewöhnlich eine viel grössere Anzahl von Rippen als bei Reptilien und Vögeln. In einer gewissen Embryonalperiode aus einer einheitlichen Knorpelplatte bestehend, gliedert es sich später in einzelne Knochenterritorien („Sternebrae"), deren Zahl den sich ansetzenden Rippen entsprechen kann. In andern Fällen aber, wie z. B. bei Primaten, fliessen die einzelnen Knochen-

[1]) Den Cheloniern ist ein Sternum spurlos verloren gegangen.

[2]) Ein solcher Kamm existiert auch am Brustbein der Pterosaurier und Fledermäuse (funktionelle Anpassung).

Digitized by Google

punkte unter Verwischung des segmentalen Sternalbaues zu einer langen Platte (Corpus sterni) zusammen, während sich das proximale Ende zum sogenannten Handgriff und das distale zum Schwertfortsatz[1]) (Manubrium und Prozessus ensiformis) differenzieren[2]). Eine besondere Berücksichtigung verdient die Entwickelung des kranialen Abschnitts des Sternums. Der Hauptteil des Manubrium sterni der Säugetiere wird durch die mediane Vereinigung des 1., 2. und eventuell 3. Rippenpaares geliefert. Ein von diesem Skelettstück kranialwärts sich erstreckender, genetisch auf Halsrippen zurückzuführender Fortsatz verbindet sich innig mit Skeletteilen, die aus der Klavikular-Anlage hervorgehen, und die vielleicht von dem dermalen Episternum niederer Form hergeleitet werden können (vergl. das Episternum.) Meist besteht diese Gruppe von Skelettteilen aus einem unpaaren Mittelstück und zwei Seitenteilen. Ersteres kann ganz oder teilweise von dem kranialen Fortsatz des kostalen Brustbeines assimiliert werden, und auch die beiden Seitenteile kommen in sehr verschiedenen Entwickelungsgraden vor. — Das Mittelstück ist seiner Anlage nach paarig, da es an der medianen Verschmelzung der beiden Enden der Klavikularanlagen entsteht.

Dieses ursprüngliche Verhalten kann persistieren, indem keine Verschmelzung stattfindet, sondern die beiden Hälften auseinanderrücken. Diese werden repräsentiert durch die beiden Knöchelchen, die dem oberen Brustbeinrand von Dasypus sexcinctus aufsitzen und wahrscheinlich auch durch die beiden distalen Knorpelchen, welche bei manchen Nagern in der Sternoklavikularverbindung ontogenetisch auftreten, drittens endlich durch die Ossa suprasternalia, resp. die Suprasternalknorpel des Menschen.

Den Seitenstücken, die sich mehr oder weniger deutlich von den Sternalenden der Klaviculae abgliedern, entsprechen die Knorpelstäbchen zwischen den Suprasternalknochen und den Klaviculae bei Dasypus, der proximale Knorpel bei manchen Nagerembryonen und der Sternoklavikularmeniskus des Menschen (H. Eggeling).

4. Episternum.

Ein dem Episternum homologes Gebilde ist in Gestalt der mittleren Kehlbrustplatte bereits bei Ganoiden und Crossopterygiern vorhanden, ist aber bei fossilen Amphibien und Urreptilien, wie z. B. bei den Stegocephalen und bei Palaeohatteria schon in höherem Grade entfaltet. Es nähert sich hier nach seinen Lage- und Formverhältnissen sehr bedeutend dem Verhalten, wie wir es am Episternum der rezenten Reptilien zu beobachten gewohnt sind. Dies hat nichts Überraschendes, da vor allem jene alte Amphibiengruppe der Stegocephalen auch in anderen Teilen ihres Skelettes (Schädel, Extremitätengürtel, Hautpanzer) viele Ähnlichkeiten mit den

[1]) Eine ganz eigenartige Transformation hat das kaudale Ende des Sternums bei Manis tricuspis in Anpassung an die auf die weite Vorstreckbarkeit der Zunge berechnete Muskulatur erfahren. (Vergl. die Arbeit von E. Ehlers, Der Processus xiphoideus und seine Muskulatur von Manis makrura und Manis tricuspis. Zool. Miszellen I. Abhdlg. d. K. Ges. d. Wiss. Göttingen, XXXIX, 1894.)

[2]) Vergl. die Arbeiten von Markowski und Eggeling.

Digitized by Google

Reptilien, in specie mit Palaeohatteria und Hatteria, aufweist. Es waren Mischtypen, die sich in dieser Form auf die rezenten Vertebraten nicht vererbt haben.

Wie aus einer Betrachtung der Fig. 59 und 60 erhellt, besteht das Episternum bei rezenten und fossilen Sauriern, bezw. Krokodilen aus einer unpaaren, formell bei verschiedenen Tiergruppen verschieden sich verhaltenden Knochenplatte, die sich kaudalwärts dolchartig zuspitzen kann. Ihre Lagebeziehungen zu dem unterliegenden knorpeligen Sternum und zur Klavikula erkennt man aus den obengenannten Figuren zur Genüge.

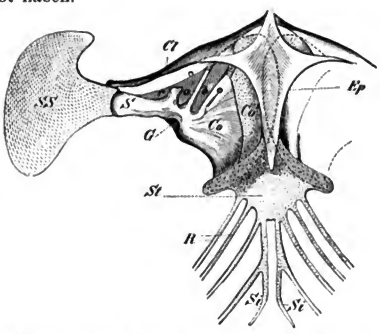


Fig. 59. Schultergürtel und Sternum von Hemidactylus verrucosus. *a*, *b*, *c* durch Membranen verschlossene Fensterbildungen im Korakoid, *Cl* Klavikula, *Co* Korakoid, *Co*¹ knorpeliges Epikorakoid, *Ep* Episternum, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *R* Rippen, *S* Skapula, *Si* Knorpelhörner (Sternalleisten), an welche sich die letzte Rippe anheftet, *SS* Suprascapula, *St* Sternum.

Ontogenetisch handelt es sich bei allen diesen Episternalbildungen um eine paarige, nicht knorpelig präformierte, d. h. um eine dermale Anlage, deren paariger Charakter aber allerdings mehr oder weniger verwischt sein kann.

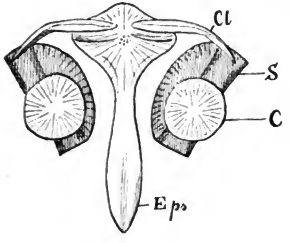


Fig. 60.

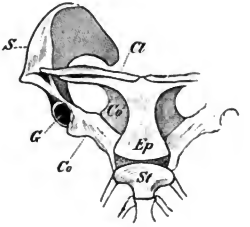


Fig. 61.

Fig. 60. Schultergürtel von Palaeohatteria, nach Credner. Ventralseite. *C* Korakoid, *Cl* Klavikula, *Eps* Episternum, *S* Skapula. Das primäre Brustbein (Sternum), weil knorpelig, ist nicht mehr erhalten. Dasselbe gilt für die ursprüngliche Verbindung zwischen Skapula und Korakoid.

Fig. 61. Schultergürtel von Ornithorhynchus paradoxus. *Cl* Klavikula, *Co* Korakoid, *Co*¹ Epikorakoid, *Ep* Episternum (Prosternum), *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *S* Skapula, *St* Sternum.

Digitized by Google

Bei den Cheloniern und Ophidiern existiert kein Episternum, und dasselbe gilt für Chamäleon und Anguis.

Ob jener auf Fig. 31 *B. C.* mit E bezeichnete Abschnitt des Plastron der Chelonier einem Episternum entspricht, steht dahin, erscheint aber als nicht unwahrscheinlich.

Bei Vögeln sind selbständige, diskrete Skelettgebilde, die einem Episternalapparat entsprechen könnten, noch nicht nachgewiesen, und offenbar sind sie schon seit sehr langer Zeit zurückgebildet, bezw. verschwunden, da sie auch ontogenetisch nicht mehr auftreten. An ihre Stelle ist das unpaare Ligamentum cristo-claviculare getreten, ohne ihnen aber speziell homolog zu sein.

Was die Säugetiere betrifft, so habe ich bereits bei Besprechung der Genese des kranialen Sternalabschnittes auf gewisse Verhältnisse aufmerksam gemacht, die sich zum Teil wenigstens vielleicht als letzte Reste des dermalen Episternums niederer Formen deuten lassen. Sicheres ist nicht bekannt, und so erachte ich es für angezeigt, jene zwischen dem kranialen Ende des Sternalendes und den medianen Klavikula-Abschnitten liegenden Gebilde im Anschluss an C. Gegenbaur als Prosternum zu bezeichnen und den bisher dafür gebrauchten Namen „Episternalapparat" für die Säugetiere vorläufig zu streichen.

Ich zähle also zum Prosternum das grosse, früher Episternum genannte Stück, welches sich bei Ornithorhynchus (Fig. 61) vorne an das eigentliche Sternum (*St*) anschliesst und seitlich, vorne kranialwärts mit dem Schultergürtel in Verbindung tritt. Ferner rechne ich zum Prosternalapparat den bei Cavia, Coelogenys, Dasyprocta u. a. ebenfalls noch in T-Form vorhandenen Komplex bindegewebiger, knorpeliger oder knöcherner Gebilde, auf welchen ich bereits beim Sternum hingewiesen habe, sowie den Sternoklavikularmeniskus und die Ossa suprasternalia.

Rückblick.

Die in nächstem Konnex mit dem Achsenskelett entstehenden, d. h. von ihm sich abgliedernden Rippen umfassen als metamer geordnete Knorpel- oder Knochenspangen die Rumpfhöhle in grösserem oder geringerem Umfang und können sich auch auf den Schwanz fortsetzen. Zwischen den Rippen der verschiedenen Wirbeltiergruppen besteht keine durchgängige Homologie, was ihre verschiedene Lagebeziehung zu dem Seitenrumpfmuskel beweist.

Bei Fischen unterscheidet man obere und untere Rippen, von welchen die letzteren („Pleuralbögen") phylogenetisch älter sind, als die ersteren, doch gibt es auch rippenlose Fische, sowie solche, bei denen die Rippen in der Rückbildung begriffen sind. Bei Dipnoërn und den meisten Ganoiden existieren nur untere Rippen. Diese setzen sich auf die Amphibien nur da und dort noch fort, und zwar in Form von sogenannten Basalstümpfen, welche im Schwanzteil, wie bei Fischen, zu Hämalbögen zusammenschliessen, oder aber eine Lageveränderung eingehen, derart, dass sie, mit den Neuralbögen in Kontakt kommend, einen Fortsatz aussenden und so zum Hauptträger der Rippe werden. So zeigen also die unteren Rippen der Fische hier

Digitized by Google

UNIVERSITY OF CALIFORNIA

die weitgehendsten Reduktionen, während die oberen Fischrippen durch die Rippen der Amphibien und Amnioten fortgesetzt erscheinen.

Bei den rezenten Amphibien, und hier am meisten bei den Schwanzlosen, sind die Rippen rückgebildet, so dass sie das Sternum nicht erreichen. Dies ist nun bei Amnioten, wo bei verschiedenen Gruppen eine verschieden grosse Zahl von Rippen jene Verbindung eingeht, stets der Fall, während andere Rippen frei in den Bauchdecken endigen. („Wahre" und „falsche" Rippen im Sinne der menschlichen Anatomie).

Die Rippen der Sauropsiden können sich in mehrere Abschnitte gliedern und Hackenfortsätze bilden.

Ursprünglich der ganzen Wirbelsäule entlang entwickelt und frei abgegliedert, können die Rippen an manchen Körperstellen Rückbildungen erleiden und mit den Wirbeln synostotisch sich vereinigen (Hals-Lenden-Sakralgegend).

Unter Sternalbildungen versteht man Skelettkomplexe, welche in die ventrale Rumpfwand eingebettet sind und hier, mit Rippen oder auch mit dem Schultergürtel in Verbindung stehend, für die Körperdecken und die vorderen Gliedmassen eine wichtige Stützfunktion übernehmen können. Man unterscheidet dabei dermale, d. h. dem Hautskelett, sowie knorpelige, dem inneren Skelett angehörige Apparate. Erstere, schon bei gewissen Fischen (Ganoiden) vorgebildet, setzen sich auf fossile Amphibien, sowie auf einen grossen Teil der Reptilien (fossile und rezente Saurier) fort. Man bezeichnet sie als Episternalapparat. Ob jene Skelettelemente, die man auch bei Säugern mit jenem Namen belegt hat, ebenfalls zum Teil noch in diese Kategorie gehören, oder ob es sich um neue, sekundäre Erwerbungen handelt, steht noch dahin.

Das knorpelig präformierte Sternum entsteht entweder in Form von zwei konfluierenden Myokomata, d. h. selbständig in der Linea alba, oder es bildet sich durch Zusammenfluss der sogen. Sternalleisten (kostaler Ursprung). Ein knorpeliges Sternum tritt erst von den Amphibien an auf, und steht hier, wie dies auch für die Sauropsiden und die Monotremen noch gilt, mit den Korakoiden in Verbindung. Von den Marsupaliern an wird diese Verbindung aufgegeben, und bei den höheren Säugetiergruppen gliedert sich das Sternum in ein Manubrium, ein Corpus und einen Processus xiphoideus.

5. Der Schädel[1]).

Hinsichtlich der ersten Entstehung des Kopfskelettes, eines der wichtigsten Probleme auf dem Gebiet der Wirbeltieranatomie, wird sich vor allem die Frage erheben: ist der Kopf eine Bildung sui generis, d. h. ein dem übrigen Körper fremd gegenüberstehendes Gebilde, oder handelt es sich dabei nur um eine Modifikation, bezw. weitere Fortbildung von Einrichtungen, welche auch am Rumpfe bestehen?

[1]) Vergl. die wichtige, historisch-kritische Arbeit von E. Gaupp, Die Entwickelung des Kopfskelettes. Handb. d. vergl. u. experim. Entw.-Geschichte der Wirbeltiere. Herausgegeben v. O. Hertwig. Bd. III, Abt. 2. 1905.

Digitized by Google

Bevor hierauf eine Antwort erteilt werden kann, erscheint es von Interesse, zunächst einen kurzen historischen Rückblick zu eröffnen und zu zeigen, wie sich die Wissenschaft früher zu jenen Fragen gestellt hat.

Bis über die Mitte des vorigen Jahrhunderts hinaus war die Goethe-Oken'sche Theorie, nach welcher das Kopfskelett der Vertebraten aus einer Summe von Wirbeln („Schädelwirbel") mit allen ihren Adnexa bestehen sollte, die herrschende. Diese Lehre, welche also in dem Satze gipfelte: Der Schädel ist eine „fortgebildete Wirbelsäule", hatte viel Bestechendes, und ein unendliches Material wurde zu ihrer Stütze zusammengetragen; ja dieselbe schien auch zu einer Zeit, als die Morphologie auf Grund zahlreicher entwickelungsgeschichtlicher und anatomischer Erfahrungen bereits beträchtliche Fortschritte gemacht hatte, und neue, weitere Gesichtspunkte gewonnen worden waren, eine gewisse Berechtigung zu besitzen und das Feld noch behaupten zu können.

Man argumentierte folgendermassen: Wie bei der Wirbelsäule, so lassen sich auch am Schädel sowohl onto- als phylogenetisch zwei Stadien unterscheiden, nämlich ein knorpeliges und ein knöchernes, und da sich, wie man später erkannte, die Chorda dorsalis auch noch eine gewisse Strecke in die Schädelbasis hineinerstreckt, so lag eine weitere Übereinstimmung zwischen Schädel und Wirbelsäule zutage.

Als Drittes kam noch hinzu, dass die das Gehirn bergende Schädelhöhle per se schon als Fortsetzung des Neuralrohres aufgefasst werden konnte.

Als Kardinalpunkt der ganzen Lehre galt nun fernerhin die möglichst exakte Klarlegung der beim Schädelaufbau in Betracht kommenden Skelettteile, und man ahnte lange Zeit gar nicht, dass man sich bei dem Bestreben, auf diesem Wege in die Urgeschichte des Wirbeltierkopfes einzudringen, auf ganz falschen Bahnen bewegte, d. h. dass man die letzte Errungenschaft des Kopfes — denn eine solche ist das Skelett desselben — in den Vordergrund der Untersuchung rückte.

Wenn man nun aber auch im Laufe der Zeit einsah, dass es sich bei keinem rezenten Vertebratenkopfe, abgesehen von der Regio occipitalis, um eine Gliederung in segmentale Knorpelstücke handelt, so erschien doch die Frage noch als eine offene, ob eine solche Gliederung phylogenetisch nicht doch bestanden haben, und ob dieselbe nicht erst nachträglich unter dem Einfluss tiefgreifender physiologischer und morphologischer Veränderungen aufgegeben worden sein könnte[1])? Die ursprüngliche Metamerie, d. h. eine Gliederung des Mesoderms in Somiten, mag ja eine derartige oder ähnliche gewesen sein, wie wir sie heute noch bei Amphioxus an-

[1]) Ein befriedigender Einblick in diese Verhältnisse erscheint übrigens dadurch um so mehr erschwert, als auch die Frage noch eine offene ist, ob die Sinneskapseln ursprünglich selbständige Teile waren gegenüber der übrigen (axialen) Hauptmasse des Schädels, oder ob sie aus dieser selbst als durch Anpassung herausdifferenziert anzusehen sind. Es ist ja immerhin denkbar, dass auch der vor dem Vagusloch liegende Schädelabschnitt ursprünglich aus selbständigen Skelettstücken bestand, die erst sekundär miteinander in Verbindung traten.

Digitized by Google

treffen, allein man darf dabei nicht vergessen, dass von einem direkten Anschluss an die Kranioten keine Rede sein kann, und dass ganze Reihen von Zwischenformen verloren gegangen sein müssen. So sind eben nur noch Reste des primitiven Zustandes erhalten geblieben, die sich, wie bereits erwähnt, mehr oder weniger deutlich ontogenetisch, beziehungsweise durch den Verlauf und die Anordnung der Ganglien, Nerven, Kiemenbogen und Myomeren nachweisen lassen. Eines steht aber trotzdem unverrückbar fest, nämlich das, dass dem Bauplan des Wirbeltierkopfes, wie demjenigen des Rumpfes, ein metamerer, segmentaler Charakter zugrunde liegt; allein über die Zahl der Segmente oder Somiten ist bis dato noch kein sicheres Urteil möglich, und es darf auch nicht verschwiegen werden, dass jener segmentale Charakter von gewisser Seite überhaupt nicht dem ganzen Schädel, sondern nur dem hinter der Ohrkapsel gelegenen Abschnitt desselben zugesprochen wird[1]).

Jedenfalls ist es sehr zu beachten, dass der metamere Charakter in der metotischen Gegend viel typischer und reiner erhalten zu sein pflegt, als im Bereich des Vorderkopfes, wo es unter dem Einfluss des Gehör-, Seh- und Riechorgans, des Gehirnes und der Muskulatur des Mundes zu Reduktionen, zum Ausfall, zu Verschiebungen, Verschmelzungen von Somiten und zu Neubildungen, kurz zu Verwischungen der primitiven Verhältnisse kam. Nur die vorderen Myotome erhielten sich, wechselten ihre Funktion und wurden zu Muskeln eines neuen Organes, des Auges (vergl. die Hirnnerven). Andere Muskeln, viszeraler Natur, transformierten sich bei der Umwandlung vorderer Branchialbögen in Kieferbögen in Mund- und Kiefermuskeln, während wieder andere Muskeln durch die Entwickelung einer starren, das Gehirn schützend umgebenden Skelettmasse in Wegfall gerieten oder abortiv wurden. Der zuletzt namhaft gemachte Gesichtspunkt gilt übrigens auch für die metotische Schädelregion, allwo es ebenfalls zum Untergang oder zur Reduktion von Kopf-Myotomen, bezw. zur Verschmelzung einer bei verschiedenen Wirbeltiergruppen verschieden grossen Zahl von Somiten gekommen ist[2]). Eine ganz besondere Beachtung erheischt der hinterste, occipitale Schädelabschnitt, insofern er heute noch im Fluss begriffen und noch nicht fixiert erscheint. Ein schwankendes, sozusagen noch unfertiges Verhalten spricht sich speziell auch im Verhalten der hinter dem Vagusloch liegenden occipitalen, resp. der spino-occipitalen und occipito-spinalen Nerven, sowie des N. accessorius aus. Wie in einem späteren Kapitel gezeigt werden wird, handelt es sich hier seitens des Kraniums um eine Assimilation von Spinalnerven, und andererseits findet an derselben Stelle ein allmähliches Übergreifen von Kopfnerven auf das Rückenmark statt (vergl. den N. accessorius). Kurz, jene Region zwischen Kopf und Rumpf ist hinsichtlich ihres Ver-

[1]) Dieser hintere Abschnitt, dessen Ausdehnung sich mit derjenigen der basalwärts verlaufenden Chorda dorsalis deckt, wurde früher als chordaler Schädelabschnitt dem vorderen als dem prächordalen gegenübergestellt. Froriep hat dafür die Bezeichnungen spinal und präspinal in Vorschlag gebracht. Fürbringer spricht von Neokranium und Paläokranium. (S. später.)

[2]) Wie viele Somiten für die prootische Region in Betracht kommen, ist noch nicht sicher zu bestimmen, doch dürfte ihre Zahl hinter derjenigen der metotischen nur wenig zurückbleiben, so wenigstens bei Selachiern und Dipnoern.

Digitized by Google

haltens zur Nachbarschaft eine sehr schwankende und fortwährenden Umgestaltungen unterworfen[1]).

Im vorstehenden wurde die Morphologie des Kopfes, resp. des Schädels nur von einem ganz allgemeinen, die Urgeschichte und Genese berücksichtigenden Standpunkte aus ins Auge gefasst, und es ist jetzt an der Zeit, auch auf Einzelnes näher einzugehen.

Der das Gehirn umschliessende dorsale Schädelabschnitt wird als **Hirnschädel** oder als **Cranium cerebrale** (Neurocranium, Gaupp) bezeichnet. An der Ventralseite desselben liegt bei den Cranioten in serialer Anordnung ein knorpeliges oder knöchernes Bogensystem, welches den Anfang des Vorderarmes reifenartig umspannt und welches als **Cranium viscerale** (Splanchnocranium, Gaupp) dem **Cranium cerebrale** gegenübergestellt wird. Es steht in wichtigen Beziehungen zur Kiemenatmung, insofern je zwei Bogen eine vom Entoderm des Vorderarmes her durchbrechende und auf den Durchtritt des Wassers berechnete Öffnung („Kiemenloch") umrahmen. Der vorderste Viszeralbogen begrenzt den Mundeingang und wird so, eine feste Stütze für letzteren bildend, zum **Kiefer**- und weiterhin, bei den höchsten Typen, zur Grundlage des **Gesichtsskeletts.** Die weiter nach hinten liegenden Bogen dienen als Kiementräger, doch muss angenommen werden, dass auch die Kieferbogen ursprünglich als Kiementräger fungierten[2]).

Bevor es zur Anlage des knorpeligen, bezw. knöchernen Skelettes kommt, bildet ein weiches, mesodermales Bildungsgewebe um das Gehirn eine Hülle, in welcher bereits die einzelnen Nervenanlagen deutlich zu unterscheiden sind. Dasselbe gilt für die ebenfalls schon sehr früh sich anlegenden Hör-, Seh- und Riechorgane, welche, wie später des weiteren gezeigt werden soll, im Laufe der Entwickelung in buchtigen Hohlräumen („Sinnesbuchten" bezw. „Sinneskapseln") des Kopfes eingelagert und so für die Begrenzung der Schädelhöhle, sowie für die ganze Konfiguration der sekundär um sie herum sich bildenden Skelettmassen von der einschneidendsten Bedeutung werden (Regio occipitalis, otica, orbitotemporalis und ethmoidalis)[3]).

Ich habe bereits darauf hingewiesen, dass man am Wirbeltierschädel eine zerebrale oder neurale und eine viszerale Partie unterscheiden könne. Es wird sich nun die Frage erheben, in welchem Verhältnis stehen beide zueinander, und welche Beziehungen zeigen

---

[1]) Von dem Verhalten der Kopfsomiten zu den Kopfnerven wird im Kapitel über das Nervensystem die Rede sein. Ich will übrigens hier schon auf die Arbeit von J. B. Johnston, The Morphology of the Vertebrate Head etc. verweisen.

[2]) Bei den fossilen, aus dem Perm stammenden Pleuracanthiden (eine uralte Selachierform) sind im Bereich des Oberkiefers, welcher hier wesentlich aus dem Quadratum gebildet wird, Kiemenstrahlen mit Sicherheit nachgewiesen.

[3]) Der Anteil, welchen z. B. die Ohrkapseln, d. h. die das Labyrinth bergenden Teile des Primordialkraniums, an der Begrenzung der Schädelhöhle nehmen, ist ein verschieden grosser, und zwar ist derselbe bedeutender bei niederen Vertebraten als bei den höheren. Er tritt zurück in dem Masse, als das Grössenverhältnis der Ohrkapsel zum gesamten Neurokranium sich zugunsten des letzteren verschiebt. Dies beruht einerseits auf einer Volum-Zunahme des Gehirnes und andererseits auf einer Volum-Abnahme des Labyrinthes. Dass letztere in der Wirbeltier-Reihe stattfindet, lehrt die Betrachtung. Das häutige Labyrinth eines Fisches oder Amphibiums z. B. ist im Verhältnis zur Gesamtgrösse des Tieres beträchtlich grösser als das des Menschen (E. Gaupp).

Digitized by Google

sie zur Urgliederung? Darauf ist zu antworten, dass sich letztere ursprünglich wohl auf beide erstreckte, dass also jedes Myotom einst seinen ventralen Abschnitt der Seitenplatten mit dem zugehörigen Abschnitte des Kopfcöloms („Kopfhöhle") besass. Später aber kam es, zumal im Vorderkopf, zu einer mehr oder weniger bedeutenden Verschiebung der branchialen Region, d. h. zu einer Art von Inkongruenz gegenüber dem eigentlichen Kranium, so dass sich also Branchio-, Myo- und Neuromerie nicht mehr decken. Gleichwohl ist sehr zu beachten, dass die Metamerie im zerebralen Schädelabschnitt im allgemeinen einen ungleich konservativeren Charakter aufweist, als diejenige im viszeralen (branchialen)[1]).

a) Cranium cerebrale.

Das Primordialkranium s. Chondrokranium zeigt eine diskontinuierliche Anlage. Diese besteht aus einem hinteren und vorderen knorpeligen Abschnitt, nämlich aus den die Chorda dorsalis zwischen sich fassenden Parachordalia und den Schädelbalken (Trabeculae cranii).

Beide können getrennt voneinander entstehen, oder sie sind ab origine miteinander verbunden (Fig. 62).

Die Parachordalia fliessen ventral- und dorsalwärts von der Chorda dorsalis zu einer formell sehr verschiedenen Basalplatte zusammen, doch kann zwischen ihnen eine Lücke (Fenestra basicranialis posterior) ausgespart werden.

An dem Parachordalelement jeder Seite lässt sich wieder ein vorderer und ein hinterer Abschnitt (Pars otica und Pars occipitalis) unterscheiden. Die Pars occipitalis kann, worauf früher schon hingewiesen wurde, durch die austretenden Nerven und die Myomeren eine Gliederung zeigen. An der vorderen Grenze der Pars occipitalis liegt der Vagus. Auch die Pars otica kann noch einmal in weitere Abschnitte zerfallen. (Diese Gliederungen sind auf der Fig. 62 nicht berücksichtigt.)

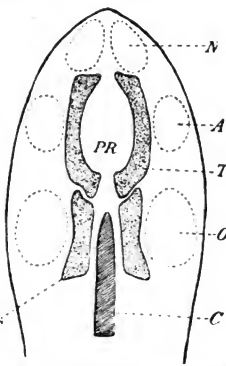


Fig. 62, A. Erste knorpelige Schädelanlage. *C* Chorda, *N*, *A*, *O* die drei Sinnesblasen (Geruchs-, Seh- und Gehörorgan), *PE* Parachordalelemente, *PR* primärer Pituitar-Raum, *Tr* Trabeculae cranii.

[1]) Über die morphologische Bedeutung einer im Kopfgebiet auftretenden primären Gliederung des Gehirns (Neuromerie) und ihre Verwertung für die Metamerie des Kopfes lässt sich noch kein sicheres Urteil abgeben. Sie wird von ihren Vertretern als sehr bedeutungsvoll für die Metamerie des Kopfes betrachtet. Während die Neuromerie des Rückenmarkes auf den mechanischen Einfluss der Somiten zurückgeführt werden muss, ist eine solche für das Zustandekommen der Neuromerie des Hinterhirns auszuschliessen. Gleichwohl decken sich die Neuromeren hier wie dort mit den Somiten und können deshalb immerhin miteinander in Parallele gestellt werden. Dies gilt auch für die prootischen Hirn-Neuromeren.

Digitized by Google

Die Occipitalregion der Gnathostomen besitzt eine verschiedene Wertigkeit, so dass die Kraniovertebralgrenze nicht überall die gleiche ist. So existieren z. B. bei Amphibien noch drei freie Wirbel, die bei Amnioten vom Kranium assimiliert sind.

Lateral von der Pars otica, zwischen Trigeminus und Vagus, liegt die Ohrblase, welche von der meist selbständig verknorpelnden Ohrkapsel umhüllt wird. Diese zeigt mit dem Parachordale mannigfache Verbindungen und kann durch letzteres ergänzt werden. Die zwischen Parachordale und Ohrkapsel befindliche Lücke wird bei Amphibien und Amnioten zur Fenestra ovalis. Bei Teleostiern schliesst sie sich.

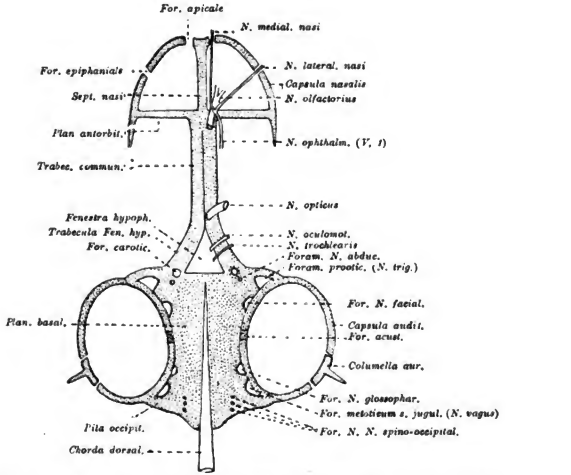


Fig. 62, B. Schematischer Grundriss eines tropibasischen Primordialcraniums. Nach E. Gaupp. Zugrunde gelegt sind die Verhältnisse bei den Amnioten. Topographie der wichtigsten Foramina des Knorpelschädels.

Zwischen den Trabekeln liegt die Fenestra basicranialis anterior, durch deren hintere Abteilung der Hypophysengang tritt.

Je nach dem ferneren Verhalten der Trabekeln, d. h. je nachdem sie voneinander getrennt bleiben oder unter dem Einfluss der Bulbi oculi medianwärts zusammenrücken, unterscheidet man in der Wirbeltierreihe plattbasische (platybasische) oder kielbasische (tropibasische) Schädel (E. Gaupp). Bei der erstgenannten Gruppe (viele Selachier, alle Amphibien) reicht das Gehirn interorbital bis nach vorne an die Regio ethmoidalis, bei tropibasischen Schädeln dagegen, wo die Trabekel zu einem schmalen Septum interorbi-

Digitized by Google

tale zusammengeschoben sind, findet die Schädelhöhle schon viel weiter kaudalwärts ihren Abschluss, und durch den hoch dorsalwärts

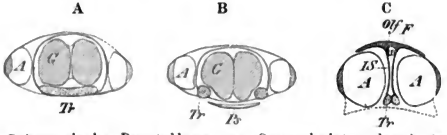


Fig. 63. Schematische Darstellung von Querschnitten durch den in der Entwickelung begriffenen Hirnschädel. A von Selachiern und Anuren. B von Urodelen. C von Teleostiern, Ganoiden und Amnioten. *A* Augen, *F* Os frontale, *G* Gehirn, *IS* Interorbitalseptum, *Olf* Nervi olfactorii, *Ps* Parasphenoid, *Tr* Trabeculae cranii. A und B platybasischer Schädeltypus, C tropibasischer Schädeltypus.

im Septum liegenden engen Kanal ziehen jetzt nur noch die Lobi olfactorii, bezw. die Riechnerven (manche Selachier, Ganoiden, Teleostier, Amnioten) (Fig. 63 und 65)[1].

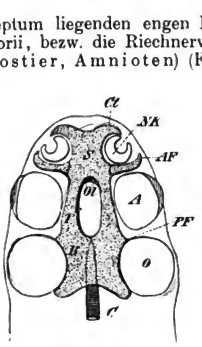


Fig. 64.

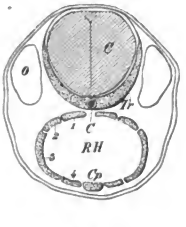


Fig. 65.

Fig. 64. Zweites Stadium der Entwickelung des Primordialschädels. *B* Planum basale (Basalplatte), *C* Chorda, *Ct*, *AF* Fortsätze zur Umschliessung des Geruchsorgans (*NK*), *NK*, *A*, *O* die drei Sinnesblasen, *Ol* Foramina olfactoria für den Durchtritt der Riechnerven, *PF*, *AF* Post- und Antorbitalfortsatz der Trabekel, *T* Trabekel, welche sich nach vorne zu der Nasenscheidewand (*S*) vereinigt haben.

Fig. 65. Drittes Entwickelungsstadium des Primordialschädels. Schematischer Querschnitt. *C* Chorda, *O* Ohrblase, *RH* die vom Viszeralskelett umschlossene Rachenhöhle, *Tr* Trabekel, welche von unten und seitlich das Gehirn (*G*) umschliessen, 1—4 die einzelnen Komponenten der Viszeralbogen (Pharyngo-, Epi-, Kerato- und Hypobranchiale), welche sich ventralwärts mit der Kopula (*Cp*) vereinigen.

Die Orbito-, bezw. Temporo-orbitalbucht baut sich entweder von den Trabekeln aus oder selbständig weiter auf, und das

[1] Was die Orientierung der Trabekel zur Schädelachse betrifft, so steht sie in ursächlichem Zusammenhang mit der Differenzierung des Gehirns, welche eine sehr mannigfaltige ist. Zeigt z. B. die mesencephale Krümmung eine starke Entwickelung und ist dadurch der Boden des primären Vorderhirns kaudal (ventral) gerichtet, so zeigen die Trabekel eine vertikale Lage. Es handelt sich also zwischen Trabekeln und Hirn um eine „mechanische Korrelation“ (Sewertzoff).

Digitized by Google

Knorpelgewebe umwächst dabei eine Anzahl austretender Hirnnerven. Am Vorderende der Trabekel, das sich bei verschiedenen Wirbeltieren, je nach platy- oder tropibasischem Schädeltypus, sehr verschieden gestalten kann, erreicht das Cavum cranii in der Regel sein Ende und stösst hier an die oralwärts wie ein Vorbau aufgesetzte Pars ethmoidalis cranii (Fig. 62 B und 64). Die Trabekelenden geben unter mannigfaltiger Verwachsung untereinander die erste solide Grundlage für das Ethmoidalskelett ab, dasselbe wird aber durch selbständige Verknorpelung des den embryonalen Nasensack umgebenden Bindegewebes noch in sehr verschiedener Weise vervollständigt. Am vorderen Ende kann sich die Regio ethmoidalis rostrumartig verlängern, oder kommt es zur Entwickelung von Pränasalknorpeln.

Bei weitaus der Mehrzahl der Wirbeltiere spielt nun aber der knorpelige Primordialschädel nur eine provisorische, transitorische Rolle während des Embryonallebens. Seine definitive Bedeutung tritt um so mehr zurück, je höher wir in der Wirbeltierreihe emporsteigen. Er beschränkt sich in seiner Anlage hauptsächlich auf die Schädelbasis, die Occipitalregion und auf die Sinneskapseln.

Die Deckknochen oder Belegknochen (Allostosen s. Ossa investientia) bilden sich ursprünglich entfernt vom knorpeligen Primordialkranium und stehen dadurch im Gegensatz zu jenen knöchernen Elementen des Schädels, welche als direkte Auflagerungen des Chondrokraniums, d. h. in engsten Lagebeziehungen zu letzterem, sich bilden. Schon früher (vergl. das Hautskelett) habe ich darauf hingewiesen, dass diese Knochen phylogenetisch und ontogenetisch in den Knorpel eindringen, ihn zerstören und sich selbst an seine Stelle setzen können. Aus diesem Grunde spricht man von Ersatzknochen, Autostosen oder Ossa substituentia. Dazu ist aber zu bemerken, dass die Verschiedenheiten in der Zeit des ontogenetischen Auftretens der einzelnen Knochen keinen Massstab abgeben für phylogenetische Spekulationen. Es können also topographisch und auch in anderen Beziehungen übereinstimmende Knochen, die als homolog erscheinen, bei verschiedenen Wirbeltieren verschiedene Entwickelungsweisen zeigen.

Die Entwickelung der Knochen geht von sogenannten Ossifikations-Zentra oder Ossifikationspunkten aus, deren oft mehrere in einem und demselben späteren Knochenterritorium liegen. Frühere oder spätere Verschmelzung dieser Zentra oder auch von ganzen Knochen zu Knochenkomplexen führt eventuell zu Reduktionen einer ehemals grösseren Knochenzahl, andererseits kann es durch Unterbleiben jener Fusion zur Bildung „überzähliger" Knochen kommen.

b) Cranium viscerale.

Die im Bereich der Seitenplatten des Mesoderms hyalinknorpelig, und zwar in der Richtung von vorne nach hinten sich anlegenden Viszeralbögen umgreifen, wie wir bereits gesehen haben, den ersten Abschnitt des Vorderdarmes und liegen in interbranchialer Anordnung in die Schlundwand eingebettet (Fig 65 und 66, **a**—**e**).

Digitized by Google

Ursprünglich, d. h. bei der Anlage des Kiemenapparates in embryonaler Zeit, liegt die Kiementaschenreihe noch ganz im Bereich des Hinterhirns und dokumentiert so ihre Zugehörigkeit zum Kopfskelett, von welchem sie aber genetisch meist unabhängig ist. Bei fortschreitender Entwickelung finden, worauf früher schon hingewiesen wurde, Wachstumsverschiebungen statt, so dass der Kiemenapparat zum grossen Teil eine Verlagerung in die Rumpfregion erfahren kann.

Bei kiemenatmenden Tieren stets in grösserer Zahl (bis zu 9) vorhanden, unterliegen die Viszeralbögen bei höheren Typen (Amnioten) einer immer grösseren Reduktion und treten z. T. da und dort, mittelst eines Funktionswechsels, in bestimmte Beziehungen zum Gehörorgan und Kehlkopf.

Der vorderste, als primordialer Unterkiefer (Cartilago Meckelii) fungierende und im Bereich des Nervus trigeminus liegende Bogen entsteht zuerst und wird als oraler Viszeralbogen den weiter nach hinten liegenden Bögen als den postoralen, oder den Hyobranchialbögen gegenübergestellt. Er wird in der aufsteigenden Tierreihe um so mehr reduziert, als sich die knöchernen Elemente im Bereich des Unterkiefers ausbilden.

Von den postoralen Bögen wird der erste, im Bereich des N. facialis liegende, als Hyoidbogen bezeichnet. Er trägt in der Regel keine Kiemen, während dies bei den weiter kaudalwärts liegenden Bogen, welche in den Bereich des N. glossopharyngeus und Vagus fallen, ausnahmslos der Fall ist. Ursprünglich müssen übrigens, wie oben schon bemerkt, alle Viszeralbogen[1]) mit dieser Funktion betraut gewesen sein.

In ihrer ersten Anlage ungegliedert, können die einzelnen Bogen später in verschiedene Stücke (Hypo-, Kerato-, Epi- und Pharyngobranchiale) zerfallen, wovon das oberste (Pharyngobranchiale) unter die Schädelbasis, resp. unter die Wirbelsäule sich einschiebt, während das unterste (Hypobranchiale) ventral zu liegen kommt und hier mit seinem Gegenstück durch eine sogenannte Kopula (Basibranchiale), ähnlich wie die Rippen durch das Sternum, verbunden wird (Fig. 65, 1—4, *Cp*).

Nach Fortfall der Kiemenatmung tritt die zungenstützende und -bewegende Aufgabe des Hyobranchialskeletts in den Vordergrund. Der in seinem Aufbau bei den Amnioten bedeutend reduzierte Apparat fungiert jetzt als Zungenbein.

Auch die zwei vordersten Viszeralbogen, der Mandibular- und Hyoidbogen, unterliegen einer Abgliederung. So gliedert sich von ersterem noch ein proximales Stück ab, das Quadratum, welches nach vorne in einen Fortsatz, das sogenannte Palato-Quadratum (Fig. 66 *PQ*), auswächst. Dieses verbindet sich in mannigfachster Weise mit der Basis cranii und formiert so eine Art von primitivem

---

[1]) Was die Zahl der bei den verschiedenen Tiergruppen vorkommenden Kiemenbogen betrifft, so verweise ich auf das Kapitel über die Respirationsorgane. Ich will jedoch hier schon betonen, dass es sich dabei um eine Rückbildung nicht nur in der Zahl der Bögen, sondern auch um eine solche der die letzteren zusammensetzenden Gliedstücke handeln kann. Bei beiden aber beginnen — und dies gilt für die ganze Wirbeltierreihe — die Reduktionsprozesse stets hinten, d. h. im kaudalen Bezirk des Branchialskelettes.

Digitized by Google

Oberkiefer, während der Meckel'sche Knorpel, wie bereits erwähnt, den primitiven Unterkiefer bildet.

Das Quadratum, welches als Träger (Suspensorium) des Unterkiefers dient, bleibt entweder vom Schädel durch ein Gelenk getrennt, d. h. verbindet sich mit ihm nur bindegewebig, oder verwächst mit ihm zu einer Masse.

Auch der Hyoidbogen steht, indem er sich am Suspensorialapparat beteiligen kann, in sehr nahen Beziehungen zum Mandibularbogen und tritt auch in wichtige Beziehungen zum Hirnschädel. Es darf nicht unerwähnt bleiben, dass hinsichtlich seiner morpholo-

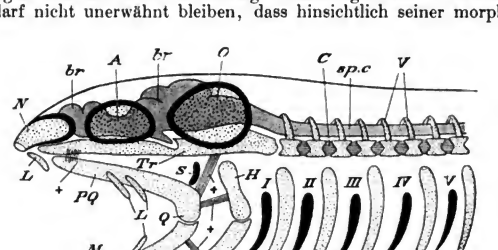


Fig. 66. Schematische Darstellung des Kopfskelettes eines Selachier-Embryos. *A* Auge, *a—e* Kiemenbogen, zwischen welchen die Kiemenschlitze (*I—V*) liegen, *br, br* Gehirn, *C* Chorda dorsalis, welche sich zwischen den einzelnen Wirbeln erstreckt, *H* Hyomandibulare, *K* Hyoidbogen, *L* Lippenknorpel, *M* Cartilago Meckelii, *N* Nasenkapsel, *O* Hörkapsel, *Q* und *PQ* Quadratum und Palato-Quadratum, welche bei †† durch Bandmassen mit dem Hirnschädel verbunden sind, *S* Spiraculum (Spritzloch), *sp.c* Rückenmark, *Tr* Trabeculae und Parachordalia, *V* Wirbelbogen.

gischen Beurteilung durchaus noch keine Übereinstimmung besteht. So führt z. B. J. W. van Wijhe gewichtige Gründe, die sich teils aus der Innervation (Facialis), teil aus der Zahl der Somiten ergeben, ins Feld, wonach der Hyoidbogen aus zwei, ursprünglich durch eine Kiemenspalte getrennten Kiemenbogen hervorgegangen sein soll. Auch gewisse Verhältnisse bei Amphioxus und bei Dipnoërn scheinen für diese Auffassung zu sprechen. Der Hyoidbogen zerfällt analog den weiter rückwärts liegenden Branchialbogen in eine Anzahl von Stücken (Teleostier), die man in ihrer Reihenfolge von oben nach unten als Hyomandibulare, Symplektikum und Zungenbeinbogen (Hyale) im engeren Sinn unterscheidet (Fig. 71). Ventralwärts in der Mittellinie fungiert als Copula für die Hälften beider Seiten ein Basi-hyale, welches verknöchern und sich als Os ontoglossum in die Substanz der Zunge einbetten kann. Bezüglich der weiteren Schicksale des Hyomandibulare, sowie des Symplektikum bei terrestrischen Tieren muss auf die späteren Kapitel verwiesen werden.

Wie als kleine Vorwerke vor dem eigentlichen Kopfskelett erscheinen gewisse grössere und kleinere Skelettteile, die man als präkraniale

Digitized by Google

oder als präorale Elemente zu bezeichnen pflegt. Dahin gehören die Lippenknorpel der Selachier und ähnliche Bildungen bei Teleostiern und gewissen Anurenlarven (Bartfäden). Ihre morphologische Bedeutung ist dunkel (vergl. die Fussnote auf S. 96).

Topographie der Deckknochen am Knorpelschädel.

Die primären topographischen Beziehungen der Deckknochen zu bestimmten Teilen des Knorpelschädels sind noch nicht für alle Stücke genügend erkannt. Immerhin lässt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit über die wichtigsten Elemente folgende Aufstellung machen, der ich die oben erwähnte Arbeit von E. Gaupp zugrunde lege.

Die Scheitelbeine (Parietalia) und Stirnbeine (Frontalia) haben ihre ursprüngliche Lage an der Schädeldecke in der Labyrinth- und Orbito-Temporalregion. Beide aber können noch auf benachbarte Regionen übergreifen. Das bei Amnioten an der äusseren Ohrkapselwand sich entwickelnde Squamosum ist auch bei Knochenganoiden und Teleostiern vorhanden, verliert aber hier seine Deckknochennatur. Die primären Beziehungen der bei den Amnioten unter dem Namen Postfrontale (event. Postfrontale mediale und P. laterale) und Iugale bekannten Knochen sind zurzeit noch nicht anzugeben.

Zu den Deckknochen der Ethmoidalregion gehören: Nasale, Supraethmoidale (der Teleostier), Praefrontale (resp. Praefrontalia) der Amphibien und Sauropsiden, Septomaxillare (im hinteren Gebiet der Fenestra narina bei Amphibien und Reptilien; kann sich teils mehr in der Nasenkapsel ausdehnen, teils dieselbe überschreiten), Lacrimale der Säuger. Ob diesem das Lacrimale der Saurier und Krokodile entspricht, ist zweifelhaft. Die appositionellen Beziehungen des Praemaxillare, Maxillare und des Vomers zum Ethmoidalskelett sind möglicherweise erst sekundär erfolgt. Das Parasphenoid ist zweifellos ein Schleimhautknochen der Basis des Neurokraniums.

Am Palatoquadratum findet sich zunächst auf der lateralen Oberfläche ein bei Amphibien sehr ausgedehnter Knochen, das sog. Paraquadratum (Gaupp). Dieses ist dem Quadratojugale der Reptilen homolog. Vielleicht steckt letzteres auch im Tympanicum der Säuger, doch ist dies noch nicht sicher nachgewiesen. Der Vomer, das Palatinum und das Pterygoid (event. Ekto-, Entopterygoid bei den Teleostiern) sind wahrscheinlich als zahntragende Deckknochen auf der Pars palatina des Palatoquadratums entstanden und können deshalb auf die Zähne zurückgeführt werden, die bei den Selachiern dem gesamten Knorpelbogen aufsitzen. Doch liegt schon bei den Teleostiern der Vomer und bei den Amphibien auch das Palatinum nicht mehr an Teilen des Patatoquadratums, sondern an solchen des Ethmoidalskelettes, also basal von der Nasenkapsel. Nur das Pterygoid bewahrt bei Amphibien und manchen Reptilien noch die ursprünglichen Lagebeziehungen zur Palatinspange.

Der bei Selachiern den oberen Mundrand bildende Palatoquadratknorpel formiert sozusagen einen primitiven Kieferbogen, der

Digitized by Google

aber dem prämaxillaren und maxillaren Kieferbogen der höheren Fische und aller höheren Vertebraten nicht entspricht. Ob jene oben schon erwähnten Knorpel, die in die Kategorie der Lippenknorpel fallen, als ursprüngliche Anlagerungsstätten der Praemaxilla und Maxilla in Frage kommen, ist möglich, aber nicht erwiesen.

Am Unterkiefer bietet der Meckel'sche Knorpel die Anlagerungsstätte für Zahn- und Integumentalknochen. Wie am Oberkiefer so können auch am Unterkiefer zwei Zahnbogen unterschieden werden: ein äusserer, repräsentiert durch das Dentale und ein innerer, repräsentiert durch das Operkulare (Spleniale), event. in Verbindung mit einer wechselnd grossen Zahl von Praesplenialia. Da die Zähne auf dem primordialen Unterkiefer der Selachier wohl als Operkularzähne zu betrachten sind, so verdient die Frage Erwägung, ob nicht auch das Dentale ursprünglich einem vor dem Kieferbogen gelegenen primordialen Skelettstück auflagerte, ähnlich wie das für das Praemaxillare und das Maxillare angenommen wird.

Auch die reinen Integumentalverknöcherungen des Unterkiefers, in deren Nomenklatur noch grosse Verwirrung herrscht (Dermangulare, Dermarticulare, Supraangulare, Complementare) sind Belegstücke des Meckel'schen Knorpels.

Am Hyobranchialskelett finden gewisse Zahnknochen der Teleostier (Pharyngeum superius und inferius, Dermobranchialia, Dermentoglossum) Anlagerung. Bei höheren Formen sind Deckknochen an diesem Teil des primordialen Skeletts nur noch ausnahmsweise vorhanden.

Topographie der Ersatzknochen.

Als Ossifikationen in der Occipitalgegend werden gewöhnlich betrachtet: Basioccipitale, Pleurooccipitalia s. Occipitalia lateralia, Supraoccipitale. Letzteres geht jedoch gewöhnlich aus der Verknöcherung des zur Labyrinthregion gehörigen Tectum synoticum hervor. Supraoccipitale und Pleurooccipitalia greifen häufig auf die Ohrkapseln über.

In der Region der Ohrkapseln (Regio otica) entstehen die Ossa periotica, nämlich ein Ophisthoticum, Epioticum, Prooticum, Sphenoticum und Pteroticum. Das konstanteste Element ist das Prooticum. Das Sphenoticum und Pteroticum finden sich nur bei Fischen, bei welchen aber das Pteroticum nicht selbständig bleibt, sondern als Autosquamosum mit dem Dermosquamosum zum Squamosum verschmilzt.

In der Orbito-Temporalregion werden Basisphenoid, Praesphenoid, Alisphenoidea und Orbitosphenoidea in sehr wechselndem Verhalten angetroffen.

In der Regio ethmoidalis finden sich Ethmoidalia lateralia und Praeethmoidalia bei Fischen, ein einheitliches Ethmoidale bei Säugern[1]).

Am Palatoquadratum verknöchert sehr allgemein die Pars quadrata als Os quadratum. Bei Knochenganoiden und Tele-

[1]) Inwieweit die bei den einzelnen Wirbeltiergruppen mit gleichem Namen bezeichneten Ersatzknochen des Neurokraniums wirklich homologe Bildungen sind, ist noch gar nicht zu sagen.

Digitized by Google

ostiern kommen noch das Metapterygoid und das Autopalatinum (am vorderen Ende des Palatinum) dazu. Es verschmilzt meist mit einem Dermopalatinum.

Aus der Verknöcherung des Gelenkstückes des Meckel'schen Knorpels geht sehr allgemein ein Artikulare hervor. Nach vor- und rückwärts von dieser Verknöcherungszone kann es noch zur Ausbildung eines Autocoronale und anderer Knochen kommen (Teleostier). Das vordere Ende des Meckel'schen Knorpels verknöchert häufig als Mentomandibulare, welches vielfach mit dem Dentale zusammenfliesst."

Im Hyobranchialskelett können kleinere Abschnitte einheitlich verknöchern (Stylohyale, die einzelnen Glieder der Branchialbogen, das Glossohyale), oft genug aber treten auch hier innerhalb eines Knorpelsegmentes mehrere Ossifikationen auf.

A. Fische.

Hier zeigt das Kopfskelett, je nach den verschiedenen Gruppen eine so reiche Ausgestaltung, dass sich die Schilderung, soll sie sich nicht in Weitläufigkeiten verlieren, nur in skizzenhaften Umrissen bewegen kann.

Bei **Amphioxus** wird das rudimentäre Gehirn nur von einer dünnen, bindegewebigen Hülle umgeben, so dass man hier von einem kranialen Skelett gar nicht reden kann, dagegen findet sich ein den Vorhof des Mundes umgebender, aus „Cirrhen" bestehender Stützapparat, der in seiner eigenartigen geweblichen Struktur etwas an die Amphioxus-Chorda erinnert, aber aus Knorpel besteht. Über die Entstehung der sogenannten Velartentakel liegen keine sicheren Beobachtungen vor. Strukturell erinnern sie an das Kiemenskelett.

Das in histologischer und genetischer Hinsicht von den Cirrhen sehr verschiedene Kiemenskelett besteht aus einer Reihe homogener, elastischer Stäbchen von kutikularer Natur, welche dorsal bogenförmig zusammenschliessen, während sie ventral getrennt bleiben. Von einem direkten Anschluss an das Kiemenskelett höherer Formen kann um so weniger die Rede sein, als es überhaupt nicht möglich ist, die Grenze zwischen Kopf- und Rumpfregion scharf zu bestimmen. Es hat sich aber ergeben, dass sich dieselbe annähernd in der Gegend des zehnten Myotoms befinden muss, und dass nur der entsprechende vordere Teil des Kiemendarmes der Kopfregion angehört, weil der hintere, bei weitem grössere Teil des Kiemendarmes von Nerven der Rumpfregion versorgt wird (J. W. van Wijhe).

Das Kopfskelett der **Cyklostomen** folgt in seiner Anlage dem Plane, wie ich ihn oben für alle Wirbeltiere in seinen Grundzügen vorgezeichnet habe. Später aber zeigt der Schädelbau, infolge der saugenden (Petromyzon) oder parasitischen (Myxine) Lebensweise dieser Tiere, so viel Eigentümliches, dass er eine isolierte Stellung einnimmt. Vor allem fehlen eigentliche Kieferbildungen im Sinne der übrigen Vertebraten, weshalb man diese Fische als Cyklostomen oder Rundmäuler allen anderen Wirbeltieren als Kiefermäulern oder Gnathostomen gegen-

Digitized by Google

übergestellt hat. Damit sind aber die Verschiedenheiten noch lange nicht erschöpft, sondern sie prägen sich noch in manch anderer Hinsicht aus, so dass ein Vergleich beider, offenbar schon in sehr früher Zeit nach getrennten Richtungen differenzierter Hauptgruppen schwer fällt. So ist für beide Cyklostomengruppen ein sehr niederer Zustand darin zu erblicken, dass die knorpelige Schädelkapsel nur gering entwickelt ist, was zur Folge hat, dass fast alle Hirnnerven bei ihrem Durchtritt entweder nur eine sehr beschränkte oder gar keine knorpelige Umhüllung erfahren. Jener niedere Entwickelungszustand macht sich auch darin geltend, dass der vorderste Abschnitt der Wirbelsäule, der bei Gnathostomen vom Hirnschädel assimiliert wird, bei den Cyklostomen noch ein indifferentes Verhalten zeigt. Ein Occipitalabschnitt fehlt also, und das Kopfskelett der Cyklostomen ist, wie früher schon

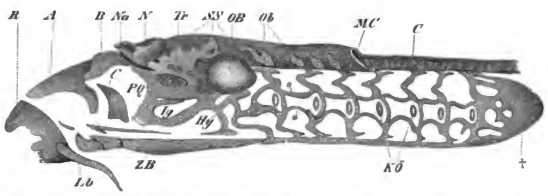


Fig. 67. Kopfskelett von Petromyzon Planeri. *A*, *B*, *C* drei Stützplatten des Saugmundes, *C* Chorda, *Hy* Hyoid (?), *Ig* Spange, die noch zum Palato-Quadratum gehört (?), *KO* Kiemenöffnungen, *Lb* Labialknorpel, *N* Nasensack, *Na* Apertura nasalis externa, *OB* Ohrblase, *Ob* obere Bogen, *PQ* Palato-Quadratum (?), *R* knorpeliges, ringförmiges Skelett des Saugmundes, *SS* fibröses Schädelrohr, welches nach hinten bei *MC* (Medullarkanal) durchschnitten ist, *Tr* Trabekel, *ZB* Zungenknorpel, † hinterer Blindsack des Kiemenkorbes, ** Querspangen des Kiemenkorbes.

betont wurde, im Sinne Fürbringer's als ein Paläokranium zu bezeichnen. Infolge dieses Umstandes schliessen die austretenden Gehirnnerven in kaudaler Richtung mit dem N. vagus ab[1]).

An Stelle des offenbar rückgebildeten Kieferapparates liegen bei den Cyklostomen eine Reihe von platten-, stangen- und ringartigen Gebilden, die man ebensowenig wie die Skelettbezirke des eigentlichen Craniums mit den Knorpel- und Knochenterritorien am Schädel höherer Formen vergleichen und jedenfalls nicht in direkte Parallele mit denselben bringen darf. Die vordersten Skelettkomplexe, bei Petromyzonten (resp. Ammocoetes) und Myxinoiden sehr verschieden entwickelt, haben ebenso wie auch das eigentümliche Riechorgan, in Anpassung an die oben schon erwähnte Lebensweise, eine eigenartige Ausgestaltung erfahren[2]). Dabei kommt es zur Entwickelung von Hornzähnen und zu einer dorsalen Lagerung des unpaaren Riechsackes, der bei Myxinoiden zu einer von Knorpelringen umspannten, kaminartigen, mit dem Cavum oris in offener

[1]) Vergl. N. K. Koltzoff.

[2]) Auf gewisse Ähnlichkeiten (Subokularbogen) im Entwickelungsplan des Petromyzonten- und des Kaulquappen-Kopfskelettes hat Huxley aufmerksam gemacht.

Digitized by Google

Verbindung stehenden Röhre verlängert erscheint (vgl. das Geruchsorgan).

Auch das knorpelige, weit vom Kopf nach hinten gerückte Kiemenskelett der Cyklostomen besitzt einen den Gnathostomen gegenüber fremdartigen Charakter. Dies tritt vor allem in der oberflächlichen, ganz im Niveau der äusseren Körperdecken befindlichen Lage, sowie auch dadurch hervor, dass die einzelnen Knorpelspangen sowohl unter sich, als auch ventral und dorsal durch Längsleisten miteinander zusammenschliessen (Petromyzonten, Fig. 67). Gleichwohl aber spricht vieles dafür, dass die Kiemenbogen der Petromyzonten denen der Selachier, also überhaupt denen der Gnathostomen homolog sind. Bei den Myxinoiden erscheint das Kiemengerüst rudimentär. Ob die bei beiden Abteilungen der Cyklostomen als „Hyoid", „Quadratum" etc. bezeichneten Teile wirklich den gleichnamigen Skelettkomplexen höherer Formen entsprechen, und ob die organische Verbindung der vorderen Viszeralspangen mit dem Neurocranium ein primäres oder aber ein sekundäres Verhalten repräsentiert, muss ich dahin gestellt sein lassen.

Was nun den **Selachierschädel** betrifft, so repräsentiert er nach jeder Beziehung die einfachsten, am leichtesten zu verstehenden Verhältnisse, so dass man ihn füglich als den besten Ausgangspunkt für das Studium des Kopfskelettes aller übrigen Wirbeltiere bezeichnen kann. Er stellt eine knorpelig-häutige Kapsel dar, und man kann sagen, dass sich die phyletische Entwickelungskurve des Chondrokraniums bis zu den Selachiern in aufsteigender, von den Selachiern an aber der Hauptsache nach in absteigender Richtung bewegt. Allerdings handelt es sich dabei durchaus nicht um einen gleichmässigen Abfall, sondern der absteigende Kurvenschenkel zeigt vielfache Schwankungen, ja manche Teile des Chondrocraniums kommen in ihrer Entwickelung selbst über das Niveau hinaus, das sie bei den Selachiern erlangten.

Das Neurocranium der Selachier ist in der Ontogenese dem Splanchnocranium etwas voraus.

Dem Cyklostomenschädel gegenüber hat derjenige der Selachier sowohl in rostraler als in kaudaler Richtung bedeutend an Ausdehnung gewonnen, d. h. er hat in der Occipitalgegend bereits mehr Vertebralelemente assimiliert. Infolgedessen nimmt die Vagusgruppe hier bereits ihren Weg durch das Knorpelcranium, das in seinem hinter dem Vagusloch liegenden Abschnitt als Neocranium (Fürbringer) zu bezeichnen ist.

Was die häutigen Stellen an der kranialen Wand betrifft, so befinden sie sich in der Regel in der präfrontalen Gegend [1]).

Die Riechsäcke liegen an der lateralen und ventralen Seite der zu einem mehr oder weniger langen Wasserbrecher (Rostrum) ausgedehnten Nasenregion. Eine Orbitalbucht ist stets sehr gut entwickelt, und durch ihre tiefe Einsenkung springen die Nasalregion, sowie die Regio auditiva, an welcher halbzirkelförmige Kanäle des Gehörorganes

[1]) Die Holocephalen zeigen keine häutige Präfontallücke, wohl aber ist bei ihnen unter dem Einfluss der grossen Augen die interorbitale Schädelpartie zu einem membranösen Septum verdünnt. (Tropibasischer Schädeltypus.)

Digitized by Google

häufig hindurchschimmern, um so deutlicher hervor (Fig. 68, *or*, *aud. cp.*).

Das reichbezahnte und mit dem gewaltigen Unterkiefer die Mundspalte begrenzende Palato-Quadratum[1]) (up. j.) stösst mit seinen beiderseitigen Partes palatinae vorn in der Mittellinie an der Basis cranii zusammen und ist durch Bindegewebe an letztere befestigt. An dem als Processus palato-basalis bezeichneten Fortsatz bildet sich eine Gelenkverbindung mit der Trabekula aus[2]). Die wichtigste Verbindung des Palatoquadratum mit dem neuralen Kranium erfolgt aber bei den meisten Selachiern durch das Hyomandibulare (Hyostyler Typus). — Bei Holocephalen aber fliesst, worauf schon

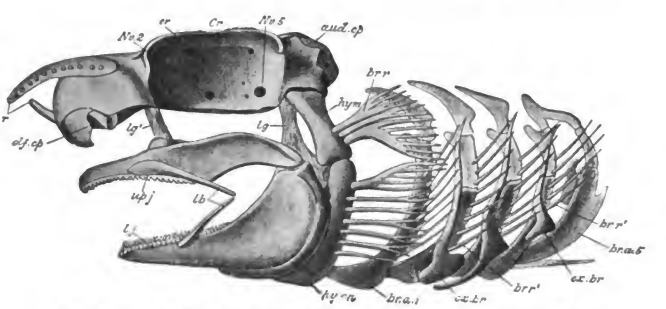


Fig. 68. Kopfskelett eines Haifisches (Scyllium canicula). Aus T. J. Parker's „Biology" nach W. K. Parker. *aud.cp* Gehörkapsel. *br.a. 1—br.a 5* Fünf Branchialbogen, *br, r, br, r*[1] Branchialstrahlen, welche von dem Hyoid und den Branchialbogen entspringen, *Cr* Kranium, *ex. br.* Äussere Branchialknorpel, *hy. cn* Ventraler Abschnitt des Hyoids (Hyale im engeren Sinn), *hy. m* Hyomandibulare, *lb* Lippenknorpel, *lg, lg*[1] Bandapparate, welche den Kieferapparat mit dem Cranium verknüpfen, *l. j.* Meckel'scher Knorpel, *Nr. 2* Foramen opticum, *Nr. 5* Trigeminus- und Facialis-Loch, *olf. cp* Riechkapsel, *or* Orbita, *r* Rostralknorpel, *up. j.* Palato-Quadratum, welches oralwärts in die Partes palatinae sich verlängert. (Der Spritzlochknorpel ist nicht eingezeichnet.)

der Name hinweist, das Palatoquadratum mit dem Kranium zu einer Masse zusammen (Autostyler Schädeltypus). Am vorderen Umfang des Hyomandibulare liegt ein in die Mundhöhle führender Schlitz, das sogenannte Spritzloch (Spiraculum), in dessen Nähe sich Andeutungen einer früher vorhandenen Spritzlochkieme finden können. Sie hat ihre Lage auf einer oder mehreren das Spritzloch

[1]) Ob die vor dem Palato-Quadratum und der Mandibula liegenden, früher schon erwähnten „Lippenknorpel", welche ontogenetisch viel später als die knorpeligen Viszeralbogen entstehen, präoralen Viszeralbogenresten gleichwertig zu erachten, oder ob sie phylogenetisch auf einen präoralen Tentakelkranz zurückzuführen sind, wie er bei Amphioxus („Cirrhen") und Cyklostomen vorkommt, kann mit Sicherheit nicht entschieden werden, und dasselbe gilt für die „Bartfäden" gewisser Ganoiden und Teleostier. (Vergl. später das Kapitel über den Teleostierschädel.)

[2]) Sehr bemerkenswert und einer Erklärung bedürftig ist die verschiedene Anheftungsstelle des Processus palatobasalis am Neurokranium.

Digitized by Google

von vorne her umrahmenden Knorpelstücken (Spritzloch- oder Spirakularknorpel).

Das stets reich entwickelte Branchialskelett zeigt viele, durch sekundäre Abgliederungen und Verschmelzungsprozesse charakterisierte Modifikationen, und jeder Bogen ist in der Regel in vier Stücke gegliedert, welche, von der ventralen nach der dorsalen Seite gezählt, die bereits auf pag. 89 erwähnten Namen führen: Hypobranchiale rect. Die Causa movens für die erst sekundär sich bildende Gliederung ist die Muskulatur. Die Hypobranchialia beider Seiten werden in der ventralen Mittellinie durch die sogenannten Basibranchialia vereinigt. Von diesen können mehrere oder alle miteinander zusammenfliessen. Am äusseren Umfang jedes Branchialbogens entwickeln sich radienartig angeordnete Kiemenstrahlen („Radien"), die als Stützelemente für die Kiemensäcke dienen und ontogenetisch erst später auftreten als die Branchialbogen selber. Sie finden sich auch am Hyomandibulare und Hyoid, und auch die oben erwähnten Spritzlochknorpel fallen unter denselben Gesichtspunkt.

Der am meisten ventral und dorsal sich entwickelnde Kiemenstrahl erreicht, im Gegensatz zu den übrigen Kiemenstrahlen, die Mittelstücke der Branchialbogen nicht. Der ventrale verbindet sich vielmehr mit dem Hypobranchiale und der dorsale Strahl mit dem Pharyngobranchiale. Weiterhin krümmt sich dann der obere Strahl ventral- und der untere dorsalwärts. Sie wachsen aufeinander zu und werden so zu den sog. äusseren Kiemenbogen. Danach wären also die äusseren Kiemenbogen terminale (dorsale und ventrale) Kiemenstrahlen, die ontogenetisch erst spät entstehen.

Während bei Selachiern die Kiemenöffnungen frei nach aussen münden, legt sich bei den Holocephalen (auch Chlamydoselache gehört hierher) eine vom Hinterrand des Hyomandibulare ausgehende Hautfalte über sie hinweg. Es ist dies die erste Andeutung eines Kiemendeckels, wie wir ihm, als Ausdruck einer höheren Entwickelungsstufe, bei Ganoiden und Teleostiern wieder begegnen werden. (Vergl. das Kapitel über die Atmungsorgane.)

Ehe ich die Selachier verlasse, sei nur noch erwähnt, dass es in ihrem Kopfskelette noch zu keiner Knochenentwickelung, sondern nur zu einer solchen von Kalkknorpel kommt.

Unter den **Ganoiden** nehmen jene Formen, bei welchen sich das mit der Wirbelsäule unbeweglich verbundene hyaline Neurokranium noch in voller Ausdehnung erhält, die niederste Stufe ein. Man nennt sie Knorpelganoiden. Durch die sekundär assimilierten Wirbel erfährt der Schädel dem Selachierkranium gegenüber einen Zuwachs. Er ist auximetamer und kann als leicht tropibasisch bezeichnet werden.

Während nun Selachier und Knorpelganoiden in der Gestaltung des Chondrokraniums im wesentlichen übereinstimmen, nehmen die letzteren gleichwohl dadurch eine ungleich höhere Stufe ein, dass bei ihnen Knochen hinzutreten. Diese bedecken in einer grossen Anzahl von reich skulpturierten Schildern und Platten panzerartig die Schädeloberfläche und lassen wenigstens zum Teil schon die typische Anordnung, wie bei höheren Formen, erkennen (Parietalia, Frontalia z. B.). Zum Teil finden sie sich auch im Bereich der Mundhöhle

Digitized by Google

(Parasphenoid), resp. des Viszeralskelettes. Auch im Kiemendeckel, der hier schon viel deutlicher ausgeprägt ist als bei Holocephalen, treten Knochenbildungen auf; allein diese erfahren bei Knochenganoiden eine ungleich reichere Ausgestaltung in einzelne Platten, die man als Operkulum, Prä-, Sub- und Interoperkulum bezeichnet, und die zum Teil als auf Knorpelradien des Hyoidbogens entstandene Belegknochen zu betrachten sind.

Branchiostegalstrahlen besitzen Spatularia und die Knochenganoiden.

Der ganze Palato-Mandibular-Apparat, welcher durch das Hyomandibulare (Hyostyler Typus der Acipenseriden) und das von letzterem differenzierte Symplektikum, sowie durch

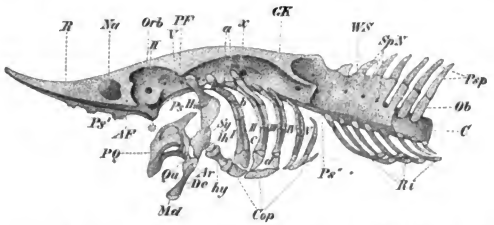


Fig. 69. Kopfskelett des Störs, nach Entfernung des Aussenskelettes. *Ar* Artikulare, *C* Chorda dorsalis, *Cop* Kopulae des Viszeralskelettes (die vorderste Kopula ist das Hypohyale, die übrigen heissen Hypobranchialia), *De* Dentale externum, *Hm* Hyo-mandibulare, *hy* Keratohyale, *I—V* erster bis fünfter Kiemenbogen mit den einzelnen Gliedern, dem Supra- und Infrapharyngobranchiale (*a*), dem Epi- (*b*), Kerato- (*c*) und Hypobranchiale (*d*), *II* Optikusloch, *Ih* Inter- s. Stylohyale, *Md* Mandibula, *Na* Cavum nasale, *Ob* obere Bogen, *Orb* Orbita, *Pf*, *AF* Postorbital- und Antorbitalfortsatz, *PQ* Palatoquadratum, *Ps*, *Ps*^{1}, *Ps*^{2} Parasphenoid, *Psp.* Processus spinosi, *Qu* Quadratum, *Rt* Rippen, *R* Rostrum, *SpN* Austrittsöffnungen der Spinalnerven, *Sy* Symplektikum, *WS* Wirbelsäule, *x* Vagusloch, * vorspringende Kante an der Basis cranii (Basalecke).

Bandmassen nur sehr lose an der Schädelbasis befestigt ist, macht bei Knorpelganoiden einen durchaus rudimentären Eindruck (Fig. 69 *Md*, *Sy*, *Hm*, *Qu*, *PQ*), und damit steht auch die Rückbildung des Gebisses dieser Fische im Zusammenhang.

Das schon früher erwähnte Exo- oder Hautskelett gelangt nun bei einer zweiten Abteilung dieser Fische, nämlich bei den Knochenganoiden, zu einer ganz exzessiven Entwickelung und stellt auf der Schädeloberfläche einen aus zahlreichen Stücken und Stückchen bestehenden, steinharten Panzer dar (Fig. 70). Die Knochenbildungen beschränken sich aber nicht nur auf die Oberfläche, sondern es kommt auch neben den Deckknochen zu Ersatzknochen des Chondrokraniums, d. h. zu Verknöcherungen in der Occipital-, Otikal-, Orbito-temporal- und Ethmoidalregion. Dazu kommt noch das Palatoquadratum und das ganze übrige Viszeralskelett mit den Branchialbogen und dem Meckel'schen Knorpel, wo die Ersatzknochen neben den Deckknochen eine grosse Rolle spielen. Kurz, das Chondrokranium erfährt, wenn es auch in grosser Aus-

Digitized by Google

dehnung erhalten bleibt, immerhin den Knorpelganoiden gegenüber eine gewisse Beschränkung. (Über die einzelnen Kopfknochen vergl. den Teleostierschädel.)

Am hinteren Ende der nur durch einen schmalen Spaltraum voneinander getrennt bleibenden Trabeculae entsteht ein lateral ausspringender Fortsatz, der Processus basipterygoideus, zur Artikulation mit dem Palatoquadratum, welches also hier (Lepidosteus, Amia) nicht allein durch das Hyomandibulare, sondern auch direkt mit dem Schädel verbunden ist (Amphistyler Typus)[1]).

Das Hyobranchialskelett besteht bei Ganoiden aus 4—5 mehr oder weniger stark verknöcherten und gegliederten Kiemenbogen, die, wie bei Selachiern, von vorne nach hinten an Grösse abnehmend, bei Knochenganoiden an ihrer dem Schlund zuschauenden Fläche über und über von bürstenartigen Zahnmassen überzogen sind (vergl. J. W. van Wijhe). Auch bei Ganoiden kommt es zu einem Zusammenfluss der Basibranchialia (Copularia) (vergl. die Selachier). Bei Acipenser differenziert sich der Hyoidbogen in proximo-distaler Richtung in verschiedene Abschnitte (vergl. die Fig. 69). Bei Lepidosteus entsteht kein freies, vom Hyomandibulare abgegliedertes Symplektikum. Abgesehen von Spatularia und Acipenser fehlt es auch den übrigen Ganoiden.

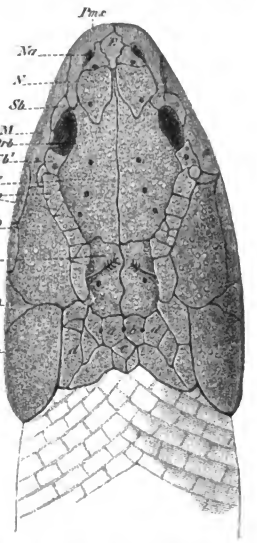


Fig. 70. Schädel von Polypterus bichir von der Dorsalseite. *a, b, c, d* Supraoccipitale Knochenschilder. Die beiden unter die Spirakularschilder hinabgehenden Pfeile zeigen die Mündung des Spritzloches an der freien Schädeloberfläche, *E* Ethmoid, *F* Frontale, *M* Maxilla, *N* Nasale, *Na* Apertura nasalis externa, *Op* Operkulum, *Orb* Orbita, *P* Parietale, *Pmx* Praemaxillare, *PO* Präoperkulum (?), *Sb*, *Sb*¹ Suborbitale anterius und posterius, *SO* Suboperkulum, *Sp* Spiracularia.

Es gab eine lange geologische Periode (Silur, Devon, Kohle), wo die Ganoiden im Verein mit Selachiern die ganze Fischfauna überhaupt vertraten; erst viel später traten die Knochenfische auf, welche sich, wie am besten ein Vergleich mit Amia und den Siluroiden zeigt, aus ihnen heraus entwickelt haben. Aber nicht allein deshalb sind die Knochenganoiden von hohem Interesse, sondern auch wegen ihrer offenbar nahen Verwandtschaft mit den Dipnoërn,

1) Bei Polypterus herrscht der hyostyle Typus.

2) Bei Amia bleibt das knorpelige Primordialkranium, abgesehen von gewissen Verknöcherungszonen, fast in vollem Umfange erhalten. Im übrigen zeigen sich viele Anklänge an die Teleostier.

Digitized by Google

sowie den ältesten Amphibien der Kohle und der Trias, d. h. den Ganocephalen, den Labyrinthodonten und den Stegocephalen. Es wird uns eine darauf gerichtete Vergleichung später noch beschäftigen.

Teleostier. Hier finden sich die allergrössten Verschiedenheiten, allein in seinem Grundplan ist jeder Teleostierschädel auf denjenigen der Knochenganoiden zurückzuführen. Auf der anderen Seite aber zeigen sich keine Anknüpfungspunkte an die Amphibien, sondern

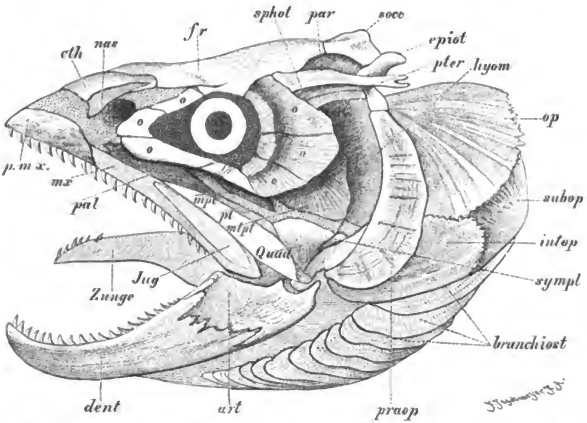


Fig. 71. Kopfskelett von Salmo salar. Linke Seite von aussen. *art* Artikulare, *branchiost* Branchiostegalstrahlen, *dent* Dentale, *epiot* Epiotikum, *eth* Supraethmoid (W. K. Parker), *fr* Frontale, *hyom* Hyomandibulare, *intop* Interoperkulare, *Jug* Jugale, *mpt* Mesopterygoid, *mtpt* Metapterygoid, *mx* Maxillare, *nas* Nasale, *o*, *o*, *o*, *o* Orbitalring, *op* Operkulare, *pal* Palatinum, *par* Parietale, *pmx* Praemaxillare, *praop* Praeoperkulare, *pt* Pterygoid, *ptr* Pterotikum („Squamosum"), *Quad* Quadratum, *socc* Supraoccipitale, *sphot* Sphenotikum, *subop* Suboperkulare, *sympl* Symplektikum.

wir haben die ganze Gruppe der Knochenfische als einen auslaufenden Seitenzweig des Wirbeltierstammes zu betrachten.

Der knorpelige Primordialschädel[1]) persistiert bei den meisten Teleostiern in grosser Ausdehnung, und das Cavum cranii kann sich so gut wie bei den bis jetzt beschriebenen Schädeln in Form einer knorpeligen Röhre zwischen den Augen hindurch bis zur Ethmoidalgegend erstrecken, oder aber ist es auf ein schmales knorpelig-häutiges Septum interorbitale reduziert (Fig. 63, *C*).

[1]) Eine besondere Beachtung verdient das Neurokranium von Argyropelecus, bei welchem sich der Knorpel in ausgedehnterem Masse erhalten hat, als bei den übrigen Teleostiern. Wie das Neurokranium, so besteht hier auch die Wirbelsäule nur aus Knorpelgewebe (vergl. die bei der Hirnliteratur aufgeführte Arbeit von Handrick). Dasselbe gilt für den Tiefsee-Teleostier Cyclothone acclinidens (vergl. die bei der Hirnliteratur aufgeführte Arbeit von A. Gierse.)

Digitized by Google

Nachdem wir bereits in der Einleitung die allgemein wichtigen Gesichtspunkte hinsichtlich der Bedeutung der Deck- und Ersatzknochen gewonnen haben, genügt es an der Hand der Abbildungen

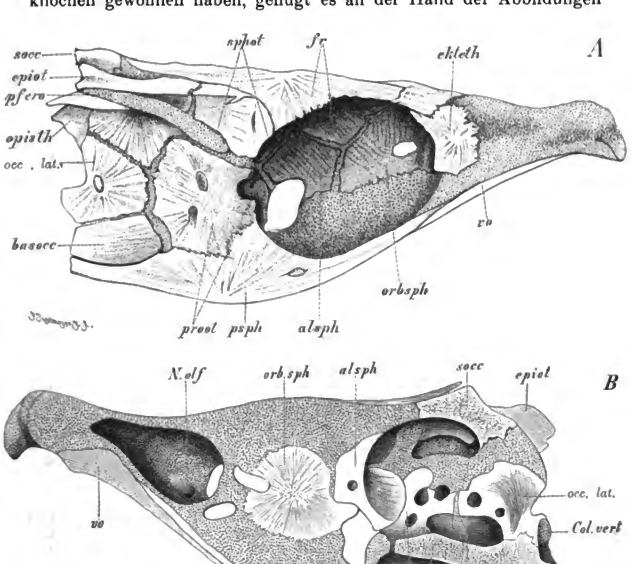


Fig. 72. A Kopfskelett von Salmo salar nach Entfernung des äusseren Knochenbelags, rechte Seite. B Medianschnitt durch dasselbe. Die Knorpelteile sind fein punktiert. *alsph* hinterer Teil der Randspange („Alisphenoid"), *basocc* Basioccipitale, *basph* Basisphenoid, *Col vert* Verbindungsstelle mit der Wirbelsäule, *ekteth* Ektoethmoid, *epiot* Epiotikum, *fr* Frontale, *N. olf* Kanal für den N. olfactorius, *occ. lat.* Occipitale laterale, *opisth* Opisthotikum, *orbsph* Orbitosphenoid, *proot* Prootikum, *psph* Parasphenoid, *ptero* Pterotikum („Squamosum"), *socc* Supraoccipitale, *sphot* Sphenotikum, *vo* Vomer.

71 und 72 die topographischen Verhältnisse im einzelnen ins Auge zu fassen.

Am Schädeldach treten, wie bei den Ganoiden, als Hauptknochen die Parietalia und Frontalia auf. Erstere können durch einen Fortsatz des Occipitale superius voneinander getrennt sein. Seitlich

Digitized by Google

von den Frontalia liegen die Postfrontalia, welche sich bis zu dem Squamosum erstrecken (Fig. 71).

In der Orbitalgegend[1]) differenziert sich, die seitliche Schädelwand bildend, eine Knochenzone, welche man in ihrer hinteren Partie als Ali- und in ihrer vorderen als Orbitosphenoid zu bezeichnen pflegt. Ihre Bedeutung ist noch nicht bekannt, jedenfalls aber hat das Alisphenoid mit der Ala temporalis des Säugetierschädels nichts zu schaffen.

An der Schädelbasis findet sich ein Basisphenoid und ventralwärts davon das in der Mucosa oris gebildete Parasphenoid. Weiter nach vorne liegt der Vomer, und lateralwärts trifft man auf die Palato-Quadratspange, welche von ihrem Gegenstück getrennt bleibend, sich vorne mit dem Schädelgrund verbindet. In ihrem Bereich entsteht eine Verknöcherungszone, die man (vorne) als Palatinum (Deck- und Ersatzknochen) und (hinten) als Quadratum bezeichnet. Zwischen diesen beiden bilden sich Knochenstücke, die auch schon bei Knochenganoiden eine Rolle spielen, nämlich die Pterygoidea, bei welchen man das einen Ersatzknochen repräsentierende Meta-, Ento- und das als Deckknochen zu betrachtende Meso- s. Ektopterygoid unterscheidet (Fig. 71). Dieser ganze Knochenkomplex bildet zusammen mit der Basis cranii das Dach der Mundhöhle.

In der Labyrinthgegend oder in ihrer Nachbarschaft finden sich, ähnlich wie bei Knochenganoiden, die sogenannten „Otica" (Huxley), nämlich das Epiotikum (Occipitale laterale), das Opisthotikum (Intercalare) und als wichtigstes Element das Prootikum (Petrosum). Während das Opisthotikum in der Regel mit dem Labyrinth nichts zu schaffen hat, können andere Knochen, wie z. B. das Squamosum (Pterotikum) oder die Occipitalia, Beziehungen zu demselben haben.

In der Occipitalregion, wo sich, wie bei Selachiern und Ganoiden, Assimilationsprozesse vertebraler Elemente abspielen, unterscheidet man, wie bei Knochenganoiden, folgende knöcherne Bestandteile: 1. ein Occipitale basilare, 2. ein (sehr variables) Occipitale superius (letzteres fehlt den Ganoiden), 3. die das Foramen occipitale entweder ganz oder doch zum grössten Teil umgrenzenden Occipitalia lateralia. Das Occipitale basilare ist an der Kontaktstelle mit der Wirbelsäule gehöhlt, und die Höhlung wird von Chordagewebe erfüllt.

Der Mundeingang wird im Bereich des Oberkiefers vorne von einem Praemaxillare und seitlich von einem Maxillare begrenzt. Beide Knochen spielen von den Knochenganoiden an in der ganzen Reihe der höheren Vertebraten eine grosse Rolle, unterliegen aber speziell bei den Knochenfischen, sowohl nach ihrem Vorkommen als nach Grösse und Form beträchtlichen Schwankungen. So kann z. B. das Maxillare von der Begrenzung des Mundeinganges auch ausgeschlossen sein. Das Praemaxillare und Maxillare sind in der Regel bezahnt, aber ausser ihnen können auch noch

[1]) Erwähnenswert ist ein bei manchen Teleostiern auftretender, von der Orbita aus schräg nach hinten einwärts verlaufender und mit der Längsachse der Basis cranii einen spitzen Winkel erzeugender Kanal, der die Augenmuskeln umschliesst („Augenmuskelkanal").

Digitized by Google

andere, die Mundhöhle begrenzende Knochen, wie z. B. der Vomer und das Parasphenoid, Zähne tragen.

Die Riechorgane stellen, wie bei allen Fischen, zwei blind geschlossene Gruben im Ethmoidalknorpel dar. Im Bereich der Ethmoidalgegend entwickeln sich Knochenelemente, die man als Supraethmoid und als Ethmoidalia lateralia (Ektethmoidea) bezeichnet.

Ausser der oben schon erwähnten Plattenkette umgibt sich die eigentliche Schädelkapsel der Teleostier noch mit weiteren platten- oder spangenartigen Vorwerken. Dieselben entstehen als reine Hautverknöcherungen in der Umgebung des Auges (Orbitalring Fig. 71 *o*, *o*, *o*) und im Bereich des Kiemendeckels (Operkularknochen). Die Operkularknochen zerfallen in ein Operkulare, Prae-, Inter- und Sub-Operkulare. Sie sind vielleicht, worauf ich schon oben hingewiesen habe, phylogenetisch auf Kiemenstrahlen, bezw. auf mit solchen verbundene Hautknochen zurückzuführen. In der ventralen Verlängerung der Kiemendeckelfalte entwickelt sich eine grosse Zahl von Kiemenhaut- oder Branchiostegalstrahlen. Nach vorne stösst der Kiemendeckel an eine aus drei Gliedstücken, dem Hyomandibulare, Symplektikum und dem damit verbundenen, oben schon erwähnten Quadratum bestehende Knochenkette, welche als Aufhängeapparat für den Unterkiefer dient (Fig. 71 hyom. sympl. Quad.). Letzterer besteht aus dem Meckel'schen Knorpel und dann noch aus mehreren Knochenstücken, wovon das grösste, bezahnte Dentale (dent) und ein anderes Artikulare genannt wird. Dieses entsteht aus dem Gelenkabschnitt des primären Knorpels, und ein Fortsatz desselben stellt das Coronoideum dar. Unter letzterem liegt am Unterkieferwinkel das Angulare. Letzteres umscheidet zusamt dem Dentale den Meckel'schen Knorpel.

Zu diesen beständigen Knochen können da und dort (z. B. bei Knochenganoiden) noch ein Supraangulare und ein Operkulare hinzukommen.

Auf den Hyoidbogen folgen vier Branchialbogen und das Rudiment eines fünften.

B. Dipnoi.

Diese Tiergruppe nimmt in Hinsicht auf ihre Schädelbildung eine Mittelstellung ein zwischen den Holocephalen, Ganoiden und Teleostiern einer- sowie den Amphibien andrerseits. Hinsichtlich der Genese bestehen nahe Anschlüsse an die Urodelen (vergl. Sewertzoff). Dazu kommen aber dann im späteren Ausbau des Kopfskeletts gewisse Besonderheiten, welche weder nach dieser, noch nach jener Seite hin einen direkten Anschluss erlauben. Dahin gehören z. B. die reiche metamere Gliederung der Occipitalregion, die eigenartigen Beziehungen der Occipitalmyotome zum Schädelboden, gewisse Verhältnisse der Deckknochen etc. Jedenfalls ist das Alter der Dipnoi, die sich schon sehr frühe von den Fischen abgezweigt haben müssen, ein sehr hohes, denn sie finden sich schon in der Trias und in der Kohle; ja sie haben auch schon im Devon und möglicherweise bereits im Silur existiert.

Der primordiale Knorpelschädel erhält sich entweder nahezu ganz

Digitized by Google

(Ceratodus[1]) oder doch in grösster Ausdehnung (Protopterus[2]), Lepidosiren). Die perichondral entwickelten Knochen sind lange nicht so zahlreich wie bei den Ganoiden, was eine niedere Entwickelungstufe bedeutet.

Die Schädelhöhle erstreckt sich zwischen beiden Orbitae hindurch bis zur Regio ethmoidalis, wo sich eine grösstenteils knorpelige Lamina cibrosa befindet.

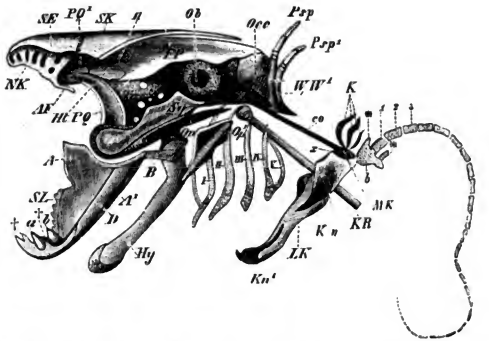


Fig. 73. Kopfskelett, Schultergürtel und vordere Extremität von Protopterus. *AA* Artikulare, durch ein fibröses Band (*B*) mit dem Hyoid (*Hy*) verbunden, *AF* Antorbitalfortsatz (Der Labialknorpel, welcher eine ähnliche Lage und Richtung hat, ist nicht eingezeichnet), *a*, *b* zwei Zähne, *co* fibröses Band, welches das obere Ende des Schulterbogens mit dem Schädel verbindet. *D* Dentale externum, *FP* Fronto-Parietale, *Ht* häutige Fontanelle, vom Optikusloch (*II*) durchbohrt, *I—V* die fünf Branchialbogen, von Nr. *I* entspringt oralwärts eine zarte Spange, die als Kiemenreusenknorpel zu deuten ist. *KR* „Kopfrippe", *LK*, *MK* laterale und mediale, den Schulterknochen (*Kn*, *Kn*¹) einscheidende Knochenlamelle, *NK* knorpelige Nasenkapsel, *Ob* Ohrblase, *Occ* Occipitale laterale mit den Hypoglossuslöchern, *Op*, *Op*¹ rudimentäre Operkularknochen, die sich auf Knorpelradienreste des Hyoidbogens auflegen. Letztere sind deshalb auf der Figur nicht sichtbar. *PQ* Palato-Quadratum, welches bei *PQ*¹ mit dem der andern Seite konvergiert, *SE* Supra-Ethmoid. *SK* Sehnenknochen, *SL* Schmelzleiste, *Sq* Squamosum, das Quadratum bedeckend, *Tr* Trabekel mit den Öffnungen für den Trigeminus und Facialis. *W*, *W*¹ in das Kopfskelett einbezogene Wirbelkörper mit ihren Processus spinosi (*Psp*, *Psp*¹), *z* Gelenkkopf des Schultergürtels, mit welchem das Basalglied (*b*) der freien Extremität artikuliert, †† frei zutage liegender, in Prominenzen auswachsender Meckel'scher Knorpel, ** rudimentäre Seitenstrahlen (biserialer Typus) des Basalgliedes, *1*, *2*, *3* die drei nächsten Glieder der freien Extremität.

Der nach aussen mit einem Squamosum (Fig. 73 *Sq*) belegte Quadratknorpel ist mit dem Chondrokranium in postembryonaler Zeit zu einem Gusse verschmolzen, und auch die Verbindung der

[1]) Das Kopfskelett von Ceratodus, wie auch die übrigen Verhältnisse des Kopfes, z. B. die Nerven, weisen vielfach primitivere Merkmale auf, als dies für die übrigen Dipnoër gilt.

[2]) In diesem Fall treten oben die Frontoparietalia, unten das Parasphenoid ergänzend in die Lücke ein.

Digitized by Google

mit ihrem Gegenstück nach vorne zu unter der Schädelbasis zusammenstossenden Palatoquadrat-Spange mit dem Cranium ist eine sehr innige. (Autostyler Typus). (Fig. 73 *PQ*.)

Die Fortsätze, mittelst welcher das Quadratum mit dem Cranium verwächst, stimmen mit denjenigen der Urodelen (s. o.) überein.

Die gitterartig durchbrochenen, hyalinknorpeligen Nasenkapseln liegen dorsal rechts und links von der Schnauzenspitze direkt unter der äusseren Haut (*NK*). Nach hinten öffnet sich das Cavum nasale durch Choanen in die Mundhöhle, ein Verhalten, welches von nun an alle über den Dipnoërn stehenden Wirbeltiere charakterisiert. Die äusseren Nasenlöcher sind unter der Oberlippe verborgen.

Das was man früher als „Lippenknorpel" gedeutet hat, hat mit einem solchen nichts zu tun, sondern entspricht dem „Ethmoidfortsatz" der Selachier. Der betr. Fortsatz geht hinten und aussen von der hinteren Nasenöffnung von den Trabekeln ab und gliedert sich beim erwachsenen Tier (Ceradotus) davon ab. Auch die „vorderen Lippenknorpel" (Huxley) gehören wahrscheinlich zum Nasenskelett.

Der Occipitalabschnitt des Schädels, welcher zwei bis drei mehr oder weniger deutlich abgegliederte Wirbelbogen, bezw. Dornfortsätze trägt, und aus drei Wirbelanlagen hervorgegangen ist, ist mit der Wirbelsäule durchaus fest und unbeweglich verwachsen. Der N. vagus passiert durch den Raum zwischen Ohrkapsel und erstem Wirbelbogen, und vor dem letzteren liegen, wie die Entw. Geschichte von Ceratodus zeigt, fünf Myotome[1]).

Erwähnenswert sind die mit scharfen Messern vergleichbaren, von Email überzogenen Zähne, wovon in dem Kapitel über die Zähne noch einmal die Rede sein wird. Spuren eines Vomers, bezw. von Vomer-Zähnen sind vorhanden.

Kiemendeckel, Kiemenstrahlen und Branchialbögen (fünf) machen einen sehr primitiven Eindruck. Die letzteren sind ventralwärts durch keine Basibranchialia (Copularia) vereinigt.

Vom ersten Branchialbogen entspringt oralwärts eine zarte Knorpelspange, die sekundär entstanden und als Kiemenreusenknorpel (K. Fürbringer) zu deuten ist. Sie ist auf Fig. 73 nicht besonders bezeichnet. Nach J. W. Wijhe soll die betr. Knorpelspange zum Hyoidbogen (Hyobranchiale) gehören.

Bei Ceratodus gliedert sich vom Hyoidbogen ein rudimentäres Hyomandibulare ab.

An dem kräftigen Unterkiefer unterscheidet man ein Artikulare Dentale, Angulare und Operkulare. Nach vorne vom Dentale liegt der Meckel'sche Knorpel eine Strecke weit frei zutage (Fig. 73). Die Zahnplatte im Unterkiefer der Dipnoër entspricht dem Operkulare der Urodelen.

Die „Kopfrippen" des Ceratodus entwickeln sich im Myocomma zwischen dem 7. und 8. Myotom. Sie entsprechen dem dritten occipitalen Neuralbogen.

---

[1]) Zur Occipitalregion gehören nach Sewertzoff bei Ceratodus mindestens sieben metotische Myotome, resp. Mesodermsegmente, drei sich direkt anlegende Wirbelbogen, fünf ventrale und drei dorsale spinale Nervenwurzeln.

Digitized by Google

C. Amphibien.

Urodelen. Das Kopfskelett der geschwänzten Amphibien unterscheidet sich nach abgelaufener Entwickelung von dem der Fische hauptsächlich durch negative Charaktere, nämlich einerseits durch geringere Ausbildung der knorpeligen Teile, andrerseits durch eine viel geringere Zahl von Knochen. Kurz es tritt uns in Anpassung an die veränderte, in den meisten Fällen terrestrische Lebensweise (Respiration etc.) ein veränderter, in mancher Hinsicht einfacherer Bauplan entgegen, und dazu kommt noch die wichtige Tatsache, dass die Nervenlöcher in der Occipitalgegend mit denjenigen für den Vagus abschliessen. Da aber nach hinten davon noch eine, wenn auch wenig ausgedehnte Regio occipitalis besteht, und in der Ontogenese daselbst noch Somiten zur Anlage kommen, so erscheint die Annahme, dass es sich in dieser Gegend um Rückbildungen handelt, berechtigt. Im Larvenstadium (Fig. 74) spielt der einfach gestaltete Knorpelschädel immerhin noch eine sehr grosse Rolle, und die oben für den Wirbeltierschädel im allgemeinen aufgestellte Einteilung in eine Regio occipitalis, otica, temporo-orbitalis und nasalis tritt hier aufs Deutlichste hervor. Eine interorbitale Einschnürung des Schädelrohres findet nicht statt, und das Gehirn erstreckt sich, seitlich von knorpelig-knöchernen Seitenwänden flankiert, zwischen den beiden Augenhöhlen hindurch bis zur Riechkapsel, wo es in der Regio ethmoidalis zu einem häutigen (Tritonen) oder knorpeligen (Salamandra), von den Riechnerven durchbohrten Abschluss des Cavum cranii kommt. Wie bei Teleostiern, so kann man auch bei Amphibien, und im vorliegenden Falle speziell bei Urodelen, an der seitlichen (orbitalen) Schädelwand eine hintere und eine vordere Partie unterscheiden. Letztere kann in wechselnder Ausdehnung als „Orbitosphenoid" verknöchern. Die hintere, gewöhnlich als „Alisphenoid" bezeichnete Partie hat mit den Alae temporales des Keilbeines der Mammalia nichts zu schaffen, und deshalb ist jene Bezeichnung eine ganz unpassende.

Im Hinblick auf das bereits über die Regio occipitalis Mitgeteilte wird man es begreiflich finden, dass der betreffende Skelettkomplex keine grosse Ausdehnung besitzen kann. Er hat jederseits die Form eines Wirbelbogens, der mit breiter Basis der Chorda dorsalis ansitzt, und sich aufsteigend verschmälert, um an seinem oberen Ende mit der Kuppe der Ohrkapsel zu verschmelzen. So begrenzt er das Foramen N. vagi von hinten her. Beide Bogenbasen bilden durch ihre Vereinigung eine occipitale Basalplatte, die, was für sämtliche Amphibien charakteristisch ist, nach hinten in zwei Gelenkhöcker (Condyli occipitales) zur Verbindung mit der Wirbelsäule vorspringt.

Beide Ohrkapseln sind dorsalwärts durch eine schmale Knorpelspange miteinander verbunden, welche man früher unpassenderweise als Supraoccipitale bezeichnete. Ungleich treffender ist die von Gaupp vorgeschlagene Bezeichnung Tectum synoticum.[1]) Diese Knorpelpartie ist als ein Rest der ausgedehnten knorpeligen Schädel-

[1]) Ob auch in dem Tectum synoticum ein auf Wirbel zurückführbarer Bestandteil steckt, bleibt dahingestellt.

Digitized by Google

decke der Selachier zu betrachten und erhält sich von jetzt an durch die ganze Reihe der Vertebraten bis zu den Säugern hinauf, wo sie, wie übrigens auch schon bei den Vögeln, unter dem Einfluss des Gehirns nicht nur eine ganz besonders grosse Entfaltung, sondern auch eine Lageänderung (Umlegung nach hinten) erfährt (Gaupp).

Die stets stark entwickelten Ohrblasen oder Ohrkapseln (Fig. 74, 75, *OB*), an deren knöchernem Aufbau das Prootikum (vergl. die Teleostier) hervorragenden Anteil nimmt, lassen, wie bei Selachiern und Dipnoërn, die Bogengänge äusserlich deutlich hervortreten, zeigen aber im übrigen eine den Fischen gegenüber neue und sehr wichtige Einrichtung, nämlich eine nach aussen und abwärts schauende Öffnung, die Fenestra ovalis (Fig. 74, 75 *Fov*). Sie wird von einem durch Bandmassen oder auch durch Knorpel oder Knochen an das Quadratum und Paraquadratum befestigten Knorpeldeckel, der sog. Stapesplatte (*St*) oder dem Operkulum verschlossen und soll uns bei der Anatomie des Gehör-Organs wieder beschäftigen. Jene zwischen Stapesplatte und Quadratum, resp. Paraquadratum sich erstreckende Brücke heisst Columella und entspricht zusamt dem Operkulum in phylogenetischer Beziehung dem oberen Abschnitt des Hyoidbogens[1]). Ontogenetisch ist von diesen Beziehungen nichts mehr nachzuweisen, sondern es handelt sich sowohl für die Columella als für das Operkulum hinsichtlich ihrer Entstehung um Differenzierungsprozesse im Bereich der Labyrinthkapsel. Ob die (inkonstante) Fenestra in der knorpeligen Ohrkapsel bei Ceratodus-Embryonen mit der F. ovalis der Urodelen parallelisierbar ist, steht dahin.

Bervor ich die Ohrkapsel verlasse, will ich nur noch erwähnen, dass auch bei Urodelen bereits ein Foramen perilymphaticum existiert (vergl. das Gehörorgan).

Vom Bau der stets gut entwickelten Nasenkapseln wird beim Geruchsorgan wieder die Rede sein; für jetzt sei nur bemerkt, dass die dabei in Betracht kommenden Knorpelelemente teils selbständig, teils im Anschluss an die oralwärts konvergierenden Trabekel entstehen[2]).

Von vorne und auch z. T. noch seitlich wird die Schnauzengegend vom Zwischenkiefer (Fig. 74, 75, 76 *Pmx*) umrahmt. Eine in der Regel vorhandene, medianwärts liegende, vom Zwischenkiefer entweder eingeschlossene oder doch begrenzte Höhle ist als eine unter dem Einfluss einer Drüse entstandene sekundäre Erwerbung zu betrachten. Sie wird als Cavum intermaxillare bezeichnet, könnte aber, da sie in dem vom Zwischenkiefer gebildeten (hohlen) Nasenseptum liegt, ebenso gut Cavum internasale genannt werden. In anderen Fällen, wo es sich um ein solides

---

[1]) Beziehungsweise dem hier sehr reduzierten Hyomandibulare der Fische. Dahingestellt mag bleiben, ob die Columella speziell dem Symplektikum zu parallelisieren ist (vergl. den Passus über die Morphologie der Gehörknöchelchen im Kapitel über den Säugetierschädel).

[2]) Von der „Lamina cribrosa" war oben schon die Rede, es sei aber hier noch darauf hingewiesen, dass, wie ich vor einer langen Reihe von Jahren schon gezeigt habe, der vordere Abschluss der Schädelhöhle in gewissen Fällen (Salamandrina perspicillata und Proteus) auch durch eine besondere Modifikation der Stirnbeine zustande kommen kann.

Digitized by Google

Septum handelt, von welchem später noch einmal die Rede sein wird, fehlt die Drüse.

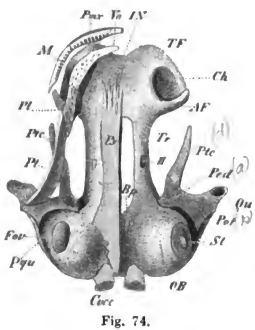


Fig. 74.

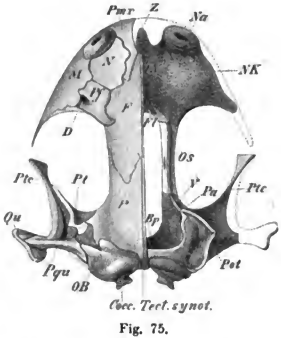


Fig. 75.

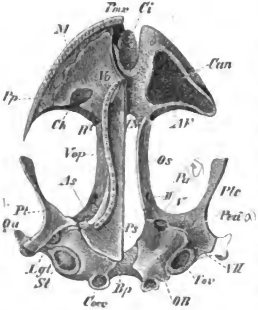


Fig. 76.

Fig. 74. Schädel eines jungen Axolotls (Ventralansicht).

Fig. 75. Schädel von Salamandra atra. (Erwachsenes Tier, Dorsalansicht).

Fig. 76. Schädel von Salamandra atra. (Erwachsenes Tier, Ventralansicht) *As* hinterer Teil der Randspange „Alisphenoid", *Bp* knorpelige Basilarplatte zwischen den beiden Ohrblasen, *Can* Cavum nasale, *Ci* Cavum internasilare, *Coc* Condyli occipitales, *Fl* Durchtrittsöffnung für den Riechnerven, *For* Fenestra ovalis, welche auf der einen Seite vom Stapes (*St*) verschlossen dargestellt ist, *F*, *P* Frontale und Parietale, *II* Optikus, *IN* Internasalplatte, welche seitlich zu den die Choane begrenzenden Fortsätzen (*TF* und *AF*) auswächst, *Lgt* Bandapparat zwischen letzteren und dem Suspensorium des Unterkiefers, *M* Maxillare, *N* Nasale, *Na* äussere Nasenöffnung, *NK* Nasenkapsel, *Ob* Ohrblasen, *Os* Orbitosphenoid, *Pa* Proc. ascendens des Quadratum, *Ped* Pediculus des Quadratum, *Pf* Praefrontale, bei *D* vom Tränen-Nasengang durchbohrt, *Pl* Palatinum, *Pmx* Praemaxillare, *Pot* Processus oticus des Quadratum, *Pp* Gaumenfortsatz des Palatinum, *Pqu* Paraquadratum, *Ps* Parasphenoid, *Pt* knöchernes Pterygoid, *Ptc* knorpeliges Pterygoid, *Qu* Quadratum, *Rt* Eintrittsstelle des Ramus nasalis Trigemini in die Nasenkapsel, *St* Stapes oder Operkulum, *Tect. synot.* „Tectum synoticum" (Gaupp), *Tr* Trabekel, *V* Trigeminusloch, *VII* Facialisloch, *Vo* Vomer, *Vop* Vomero-palatinum, *Z* zungenartiger Knorpelauswuchs der Internasalplatte, welcher als Dach für das Cavum internasale (*Ci*) fungiert (Fig. 76). NB. Auf Fig. 76 befindet sich rechterseits zwischen dem Condylus occipitale und der Ohrblase fälschlicherweise eine Trennungslinie. Links sind die Verhältnisse richtig dargestellt.

Betrachten wir nun die Knochen, welche uns bei einer Dorsalansicht des Urodelenschädels entgegentreten und legen wir dabei

Digitized by Google

die Fig. 75 zugrunde. — Um vorne in der Schnauzengegend zu beginnen, so begegnen wir zunächst dem bereits erwähnten (paarigen) Zwischenkiefer (*Pmx*), der mit seinen aufsteigenden Fortsätzen das Nasenloch (*Na*) begrenzen hilft. Weiteren Anteil daran nehmen das Nasale (*N*) und lateralwärts das Maxillare (*M*), der Oberkiefer. Dieser umrahmt zusammen mit dem Praemaxillare von oben her die Mundspalte (Fig. 74, 75, 76).

Zwischen dem Nasale und dem Maxillare erscheint dorsalwärts das Praefrontale (*Pf*), mehr medianwärts das Frontale und nach hinten davon das Parietale, welches sich z. T. über die Ohrkapsel herüberschiebt.

Am Dach der Mundhöhle, resp. an der Formierung der Basis cranii, spielt weitaus die grösste Rolle das lange und platte Parasphenoid, welches zuweilen noch bezahnt sein kann (Erinnerung an die Fische). Es reicht von der Occipitalgegend bis weit hinein in die basale Region der Nasenkapseln und wird ventral von der bei erwachsenen Urodelen zu einer Masse verschmolzenen, nach verschiedenen Gruppen aber sehr verschiedenartig sich verhaltenden und

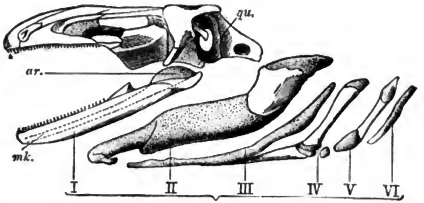


Fig. 77. Kopfskelett von Menopoma. *ar* Artikulare, I Mandibula, II Hyoid, III—VI Viszeralbogen, *mk* Meckel'scher Knorpel, vom Dentale umhüllt, *qu* Quadratum, vom Paraquadratum überlagert.

bezahnten Vomero-Palatinspange[1]) überlagert (Fig. 75, *Vop*). Der eigentliche Vomer-Bezirk legt sich unter Zusammenstoss mit dem bezahnten Maxillare und Praemaxillare an den Grund der Nasenkapsel, die dadurch eine bedeutende Festigung erfährt (*Vo*). Am hinteren (orbitalen) Rand dieses Knochenbezirkes liegen die Choanen (*Ch*), die hier bei Urodelen, wie man sieht, bereits viel weiter nach hinten verschoben erscheinen, als bei Dipnoërn.

Was nun endlich den Suspensorial-Apparat für den Unterkiefer betrifft, so zeigt er sich viel einfacher gebaut, als bei Fischen. Er besteht nämlich hier einzig und allein aus dem Quadratum, welches in der Regel vier typische Fortsätze zeigt: 1. den Processus oticus zur Verbindung mit dem Boden der Ohrkapsel, 2. die als „Pedikulus", „Stiel" oder Palatobasalfortsatz bezeichnete Verbindung mit dem Boden der Ohrkapsel nahe dem vorderen Ende

[1]) Bei den fusslosen Amphibien persistiert die ursprüngliche Richtung, d. h. hier stellen die Oberkiefer- und Gaumenknochen zwei regelmässig konzentrische, das Parasphenoid umsäumende Bogen dar.

Digitized by Google

desselben, 3. den Processus ascendens, der sich vor der Ohrkapsel mit der Schädelseitenwand verbindet, und 4. den Processus pterygoideus, der vom Vorderrand des Quadratums aus in horizontaler Lage nach vorn zieht.

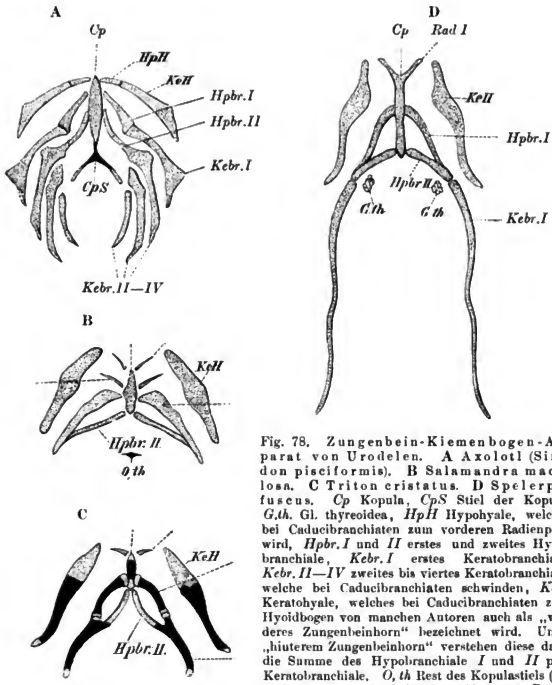


Fig. 78. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Urodelen. A Axolotl (Siredon pisciformis). B Salamandra maculosa. C Triton cristatus. D Spelerpes fuscus. *Cp* Kopula, *CpS* Stiel der Kopula, *G.th.* Gl. thyreoidea, *HpH* Hypohyale, welches bei Caducibranchiaten zum vorderen Radienpaar wird, *Hpbr. I* und *II* erstes und zweites Hypobranchiale, *Kebr. I* erstes Keratobranchiale, *Kebr. II—IV* zweites bis viertes Keratobranchiale, welche bei Caducibranchiaten schwinden, *KeH* Keratohyale, welches bei Caducibranchiaten zum Hyoidbogen von manchen Autoren auch als „vorderes Zungenbeinhorn" bezeichnet wird. Unter „hinterem Zungenbeinhorn" verstehen diese dann die Summe des Hypobranchiale *I* und *II* plus Keratobranchiale. *O. th* Rest des Kopulastiels (bei Caducibranchiaten) („Os thyreoideum"), *Rad. I.* vorderes Radienpaar = Hypohyale, welches sich bei Caducibranchiaten während der Metamorphose vom ersten Keratohyale ablöst, *Rad. II.* hinteres Radienpaar, eine Neubildung, welche bei Salamandra während der Metamorphose entsteht (Bügelform bei Amblystoma u. a.). (Die Bezeichnungen sind nach Drüner gewählt).

Das Quadratum verwächst sekundär mit dem Schädel und wird von aussen her mit einem Belegknochen, dem Paraquadratum (Gaupp), gedeckt. Ein Squamosum ist bei den heutigen Amphibien bis jetzt noch nicht nachgewiesen.

Digitized by Google

Die Schläfengegend ist bei den Urodelen entweder unbedeckt oder von einem (oberen) Jochbogen überspannt. Dieser bildet sich durch Vereinigung von Fortsätzen des Paraquadratum und des Frontale und deutet auf die Reduktion früher stärker ausgebildeter Knochenmassen (Stegocephalen) zurück.

Mit Ausnahme des Unterkiefers, wo sich, ähnlich wie bei Knochenganoiden, in der Regel ein Dentale, Artikulare und Spleniale entwickeln, unterliegt das Viszeralskelett des Schädels bei den verschiedenen Urodelengruppen sehr verschiedenen Modifikationen[1]). In seiner Grundform, wie sie uns noch bei Larven entgegentritt, besteht es aus sechs Viszeralbogen[2]), wovon der vorderste dem Unterkiefer entspricht. Die drei kaudalen Bogen bilden sich bei Salamandrinen bis auf unbedeutende Reste zurück, während die vorderen Bogen bei den verschiedenen Gruppen sehr verschiedene Modifikationen erleiden[4]). Salamandra, Triton und Amblystoma gehören hinsichtlich ihres Viszeralskeletts zu einer Gruppe enge zusammen. Am tiefsten steht Amblystoma, daran schliesst sich Triton und an diesen Salamandra. In der Stammesgeschichte der beiden letzteren ist ein Amblystoma-Stadium zu suchen (Drüner). Alles weitere ist aus der Figur 77 *A—D* zu ersehen.

Über die Beziehungen des proximalen Endes des Hyoidbogens zum Gehörapparat vergl. das Kopfskelett der Säugetiere.

Gymnophionen. Im Gegensatz zum primordialen Knorpelkranium der Anuren und eines grossen Teiles der Urodelen, wo es sich, wie Fig. 71 und 81 zeigen, um ausgedehnte, kompakte Knorpelmassen handelt, erscheint das primordiale Chondrokranium der fusslosen Amphibien als ein zartes Spangenwerk, das grosse Öffnungen in weitem Bogen umkreist. Auch da, wo zusammenhängende Knorpelplatten auftreten, erweisen sie sich als ausserordentlich zart und dünn. Gleichwohl aber besteht eine grosse Ähnlichkeit zwischen den betreffenden Verhältnissen der Gymnophionen und Urodelen; allein bei den ersteren sind, ähnlich wie am Saurier-Schädel, bereits starke Reduktionen eingetreten, wie namentlich in der Occipital-, Labyrinth- und Orbital-Region.

Alles in allem erwogen, zeigt das Kopfskelett der Gymnophionen trotz des eigentümlichen äusseren Charakters, der sich durch grosse Festigkeit, ja Derbheit auszeichnet, keine morphologisch wichtigen

---

[1]) Zuweilen tritt ein Operkulare noch in der Larvenperiode aus und bildet sich später wieder zurück (so z. B. bei den Salamandrinen).

[2]) Gegenbaur nimmt für die Grundform (inkl. Hyoid) der Urodelen sechs Bogenpaare an, von welchen das letzte, kleinste zur „Cartilago lateralis" des Kehlkopfs werden soll. Nach den Untersuchungen L. Drüner's kann es keinem Zweifel unterliegen, dass bei den Urodelen hinter dem 4. Kiemenbogen (6. Viszeralbogen) und vor der Cartilago lateralis (primärer Kehlkopfknorpel) mindestens ein, der 5. Kiemenbogen (7. Viszeralbogen) verloren gegangen sein muss.

[3]) Bei Urodelen und Anuren ist die erste Viszeraltasche in früher Jugend ähnlich gestaltet wie bei Selachiern. Während sie aber bei den Urodelen in der weiteren Entwickelung vollkommen rückgebildet wird, bleibt sie bei den Anuren erhalten, und von dieser Stelle aus bildet sich hier die Tuba Eustachii. Bei Gymnophionen persistiert das Spritzloch in der Ontogenese noch ziemlich lange Zeit, verschwindet aber dann spurlos.

[4]) In dem Genus Spelerpes, welches eine Schleuderzunge besitzt, wächst das Keratobranchiale I zu einem langen, weit unter der Rückenhaut sich hinerstreckenden Knorpelfaden aus (Wiedersheim).

Digitized by Google

Unterschiede von denjenigen der Urodelen, und speziell von demjenigen der Ichthyoden. Die Verschiedenheiten beruhen also wesentlich auf dem viel ausgedehnteren Verknöcherungsprozess, beziehungsweise in der Synostosierung verschiedener, bei Urodelen

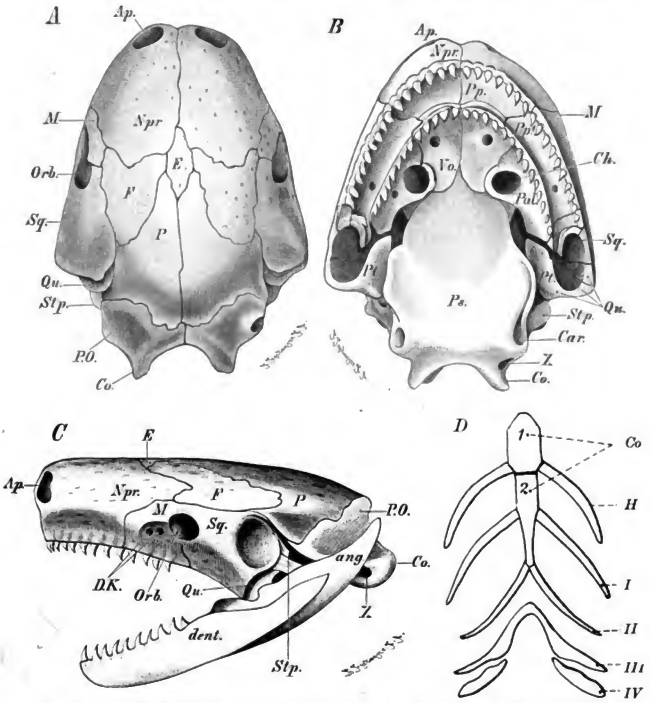


Fig. 79. A, B, C Schädel von Siphonops annulatus, dorsale, ventrale und seitliche Ansicht. *Ap* Apertura nas. externa, *ang* Angulare, *Car* Carotisloch, *Ch* Choane, *Co* Condylus occip., *dent.* Dentale, *DK* Drüsenkanäle des Tentakelapparates, *E* ethmoidale Schädelregion, *F* Frontale, *M* Maxillare, *Npr* Naso-Praemaxillare, *Orb* Orbitalring, *Pal* Palatinum, *Po* Petroso-occipitale, *Pp*, *Pp*¹ Processus palat. des Naso-Praemaxillare und des Maxillare, *Ps* Parasphenoid, nach hinten mit dem Occipitalring synostotisch verwachsen, *Pt* Pterygoid, *Qu* Quadratum, *Sq* Squamosum, *Stp* Stapes, *Vo* Vomer, *X* Vagusloch.

Fig. 79 D. Der Hyo-Branchialapparat der Larve von Ichthyophis glutin. Nach P. und F. Sarasin. *1, 2* erste und zweite Kopula, *H* Hyoid, *I, II, III, IV* erster bis vierter Kiemenbogen.

Digitized by Google

getrennt bleibender Knochen zu einheitlichen Massen (Parasphenoid und Petroso-Occipitale z. B.), wodurch der Schädel auf den nur mit dem Kopfskelett der Urodelen und Anuren Vertrauten beim ersten Anblick einen fremdartigen Eindruck macht. Sehr zu beachten ist die, wie bei gewissen fossilen Amphibien und primitiven Reptiliengruppen mehr oder weniger gedeckte Schläfengegend, sowie das wohlentwickelte Ethmoidalskelett, beziehungsweise das aus den ventralen Trabekelspangen hervorgehende, ähnlich wie bei niederen Urodelen sich verhaltende Septum nasale. Dieses ist solid und schliesst keine Drüse ein. Im Kapitel über das Geruchsorgan wird der komplizierte Bau der Nasenhöhle näher erörtert werden.

Was das Viszeralskelett anbelangt, so besteht es (Fig. 79 **D**), wie bei Urodelenlarven, in der Larvenperiode aus vier eigentlichen Branchialbogen. Das Ganze erweckt aber bei den Gymnophionen dadurch einen noch primitiveren, d. h. weniger stark reduzierten Eindruck, dass alle Teile noch eine gleichmässige, an Fische erinnernde Lagerung zeigen, und dass die Spangen des dritten Bogenpaares, wenn auch keine Vereinigung mehr an der Kopula, so doch eine solche unter sich selber, in der Medianlinie erfahren. Im Bereiche ihres dorsalen Abschnittes befestigt sich der kurze, vierte Kiemenbogen. Im fertigen Zustand schwindet die Kopularverbindung zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen, und der kleine Rest des vierten verschmilzt mit dem dorsalen Abschnitt des dritten.

Fig. 80. Restaurierter Stegosaurierschädel aus der böhmischen Gaskohle nach Fritsch. *Br* Kiemenapparat, *F* Frontale, *Fp* Foramen parietale, *M* Maxilla, *N* Nasale, *Na* Nasenloch, *Oc* knöcherner Skleralring, *P* Parietale, *Pf* Praefrontale, *Pmx* Praemaxilla, *Socc* Supraoccipitale.

Es fällt nicht schwer, für die solide und feste Struktur des Blindwühlenschädels eine Erklärung zu finden. Sie beruht auf der grabenden, wühlenden Lebensweise, kurz, es handelt sich um Anpassungserscheinungen, wie wir ihnen auch bei Amphisbänen und Typhlopiden begegnen (Konvergenzerscheinung).

In früheren Erdperioden zeigte sich der Schädel der geschwänzten Amphibien, wie z. B. derjenige der Stegocephalen, Labyrinthodonten und Ganocephalen, von einer viel grösseren Menge von festen und starken Knochenschildern überzogen, und allgemein verbreitet war ein zum Pinealapparat in Beziehung stehendes Loch in der Parietalgegend, ganz ähnlich, wie es unsere heutigen Lacertilier besitzen. Fig. 80 (vgl. das Reptiliengehirn).

In der Zirkumferenz der Orbita trifft man häufig einen knöchernen Skleralring, wie ihn auch Ichthyosaurus besass, und wie er den heutigen Vögeln und einem Teil der Reptilien zukommt. Wenn man den an die Knochenganoiden erinnernden Reichtum von Kopfknochen der untergegangenen Amphibiengeschlechter, sowie ihre oft ins Ungeheuerliche gehenden Dimensionen (es kommen solche mit Schädeln von mehr als einem Meter Länge vor) erwägt, so sieht

Digitized by Google

man sich veranlasst, die heutigen Amphibien, wie wir dies auch von den rezenten Reptilien konstatieren konnten, nur als schwache Ausläufer einer einst viel reicher entwickelten Tiergruppe aufzufassen. Von einer direkten Ableitung der heutigen Amphibien von denjenigen der Kohlen-, resp. der Permformation kann keine Rede sein.

Anuren. Der Schädel der ungeschwänzten Batrachier zeigt auf den ersten Blick sehr viel Übereinstimmendes mit dem der heutigen Urodelen, allein er hat, namentlich in den die Mundöffnung umgebenden Teilen, eine wesentlich andere, viel kompliziertere Entwickelung durchzumachen und lässt sich somit keineswegs direkt von jenem ableiten. Dies beweist, dass die gemeinsame Urform in sehr weit zurückliegenden geologischen Perioden gesucht werden muss.

Im Larvenstadium ist, in Anpassung an die Art und Weise der Nahrungsaufnahme, ein von Lippenknorpeln und Hornzähnen gestützter Saugmund vorhanden, und die Gelenkverbindung des Palato-Quadratum erscheint anfangs sehr weit nach vorne rostralwärts verschoben. Erst bei der Metamorphose zieht sich dieselbe nach hinten zurück und verursacht dadurch eine wesentliche Verbreiterung der Mundspalte.

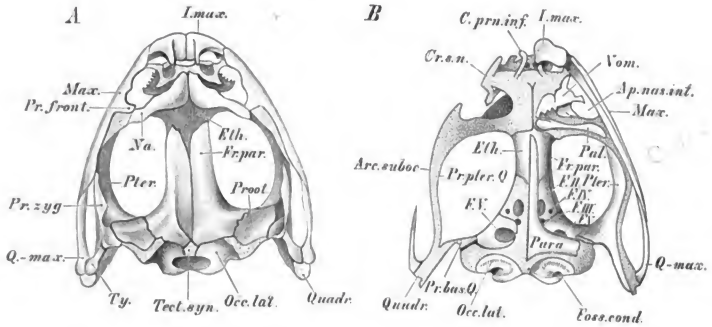
Vor allem aber muss den Urodelen gegenüber ein wichtiger Fortschritt hervorgehoben werden, welcher sich in der Reihe der Anuren (wie z. B. bei Raniden) im Bereich des Gehörorganes vollzieht. Es kommt nämlich hier zur Anlage einer knorpelig-häutigen Paukenhöhle (Cavum tympani), welche nach aussen durch ein Trommelfell (Membrana tympani) abgeschlossen wird, während sie nach innen durch die Ohrtrompete (Tuba Eustachii) mit der Mundhöhle kommuniziert (vgl. das Gehörorgan). Das in der Ohrkapsel befindliche Cavum perilymphaticum sendet durch besondere Öffnungen Fortsetzungen nach aussen.

Mit Ausnahme einiger kleiner Stellen auf seiner Dorsalseite ist das Chondrokranium der Anuren sehr vollständig. Primordiale Verknöcherungen sind das Occipitale laterale, das Prooticum und das an der Durchtrittsstelle der Riechnerven gelegene, bereits beim Gymnophionen-Schädel erwähnte, gürtelförmige „Os en ceinture“ (Cuvier) oder Sphenethmoidale (W. K. Parker).

Die Schädelknochen des erwachsenen Tieres sind nicht so zahlreich wie bei Urodelen, da die Stirn- und Scheitelbeine in der Regel jederseits zu einer einzigen Knochenplatte, einem Fronto-Parietale, zusammenfliessen. Hinsichtlich der das Dach des Cavum oris formierenden Knochen verweise ich auf die Fig. 81.

Die Oberkieferspangen wachsen viel weiter nach hinten aus als bei Urodelen und verbinden sich durch ein kleines Mittelstück (Quadrato-Jugale s. Quadrato-Maxillare) mit dem Suspensorialapparat des Unterkiefers (Fig. 81 *Qjg*). Dadurch entsteht ein unterer Jochbogen. Ein oberer, im Sinne der Urodelen (vergl. diese), zeigt sich nirgends entwickelt; die obere Schläfengegend bleibt also bei Anuren von Knochen ungedeckt, und das Palato-Quadratum hängt vorne mit der knorpeligen Nasenkapsel durch einen Processus pterygoideus zusammen (Fig. 81, *PP.*), was für den Anurenschädel dem Urodelenschädel gegenüber charakte-

Digitized by Google



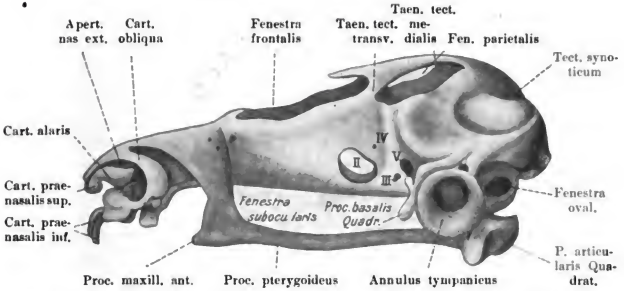


Fig. 81 **A.** Dorsale Ansicht des Schädels von Rana esculenta. Zweimal natürliche Grösse. **B** Ventrale Ansicht desselben, nach Entfernung der Deckknochen auf der rechten Seite. Zweimal natürl. Grösse. **C** Seitenansicht des Primordialkraniums einer jungen Rana fusca Nach einem bei 25facher Vergrösserung hergestellten Modell einer R. fusca von ca. 2 cm Länge; verkleinert. Operkulum und Columella auris weggenommen. Das Kranium ist als einheitlich knorpelige Masse dargestellt; auf die noch wenig umfänglichen Verknöcherungen ist keine Rücksicht genommen. Alle drei Figuren aus Ecker und Wiedersheim's „Anatomie des Frosches", III. Aufl. bearb. von E. Gaupp. *Ap. nas. int.* Apertura nasalis interna, *Arc. suboc.* Arcus subocularis; *C. prn. inf.* Cartilago praenasalis inferior, *Cr. sn.* Crista subnasalis, *Cond. occ.* Condylus occipitalis, *Eth* Ethmoid, *F II—IV* Austrittsstelle des II., III. und IV. Hirnnerven, *Foss. cond.* Fossa condyloiden, *Fr.-par.* Fronto-parietale *I max* Inter- s. Praemaxillare, *Max* Maxillare, *Na* Nasale, *Occ. lat.* Occipitale laterale, *Pal* Palatinum, *Para* Parasphenoid, *Pr. front.* Processus frontalis des Maxillare, *Proot.* Prootikum, *Pr. zyg.* Processus zygomaticus, *Pr. bas. Q.* Processus basalis Quadrati, *Pr. pter. Q.* Processus pterygoideus Quadrati, *Pter* Pterygoid, *Q.-max* Quadrato-maxillare, *Quadr* Quadratum, *Ty* Tympanicum, *Vom* Vomer.

Digitized by Google

ristisch ist. Der bei letzterem existierende einzige Ausnahmefall (Ranodon) kann kaum in Betracht kommen.

Über die topographischen und formellen Verhältnisse der die Mundhöhle begrenzenden Knochen vergl. Fig. 81.

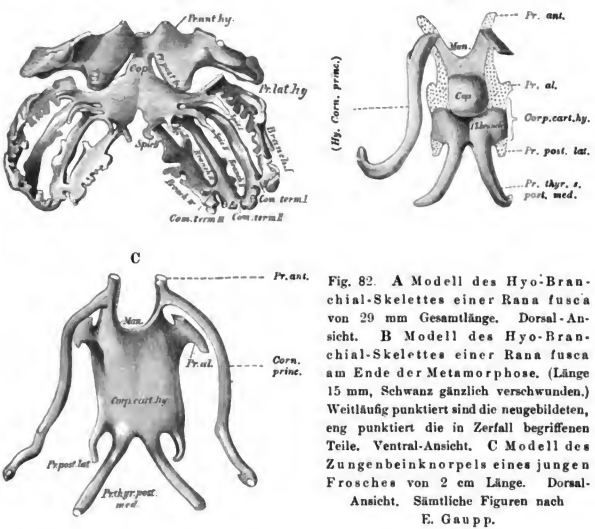


Fig. 82. A Modell des Hyo-Branchial-Skelettes einer Rana fusca von 29 mm Gesamtlänge. Dorsal-Ansicht. B Modell des Hyo-Branchial-Skelettes einer Rana fusca am Ende der Metamorphose. (Länge 15 mm, Schwanz gänzlich verschwunden.) Weitläufig punktiert sind die neugebildeten, eng punktiert die in Zerfall begriffenen Teile. Ventral-Ansicht. C Modell des Zungenbeinknorpels eines jungen Frosches von 2 cm Länge. Dorsal-Ansicht. Sämtliche Figuren nach E. Gaupp.

Erklärung der Bezeichnungen.

Branch. I, II, III, IV = Branchiale I, II, III, IV.
Com. term. I, II, III = Commissura terminalis I, II, III.
Cop. = Kopula.
Hy. = Hyale.
Pl. branch. = Planum branchiale.
Pr. ant. hy. = Processus anterior hyalis.
Pr. lat. hy. = „ lateralis „
Pr. post. hy. = „ posterior „
Spic I, II, III, IV = Spikulum I, II, III, IV.

Am umgewandelten „Zungenbeinknorpel".
Corp. cart. hy. = Corpus cartilaginis hyoideae.
Corn. princ. = Cornu principale.
Man. = Manubrium.
Pr. al. = Processus alaris.
Pr. ant. = Processus anterior.
Pr. post. lat. = Processus postero-lateralis.
Pr. thyr. s. post. med. = Processus thyreoideus s. postero-medialis.

Die Knochen des Unterkiefers bestehen aus einem Dentale und einem Angulare. Am distalen Ende des Meckel'schen Knorpels zeigt sich eine Pars mentalis medianwärts abgebogen („Unterlippenknorpel" der Froschlarve). Diese vereinigt sich

Digitized by Google

mit ihrem Gegenstück zu einer Symphyse, wird später in den Deckknochen des Dentale mit einbezogen und dann als Pars mentalis des Dentale bezeichnet.

Das Viszeralskelett der Anuren macht bei der Metamorphose viel grössere Wandlungen durch, als das der Urodelen. Bei der Froschlarve besteht der Hyo-Branchialapparat aus einer einheitlichen Knorpelmasse. Wie die Fig. 82, A zeigt, setzt sich diese aus einem vorderen Hyoid- und einem hinteren, aus vier Stücken bestehenden Branchialbogengebiet zusammen. Beide vereinigen sich in der Mittellinie zu breiten Platten. Diese letzteren, d. h. die sogenannte Pars reuniens, die Kopula (in ihrer vorderen Hälfte), und die vier Branchialbogen gehen bei der Metamorphose spurlos zugrunde.

Das Corpus cartilag. hyoid. des umgewandelten Tieres baut sich auf: aus den medianwärts verschmolzenen Branchialplatten, aus dem hinteren Abschnitt der Copula und aus zwei seitlich davon neugebildeten Knorpeln, die genetisch wohl zur Copula gehören (die sogenannten „Manubria" der Cornua principalia). Neubildungen sind die Processus alares und postero-laterales, welche erst verhältnismässig spät auftreten. Auch die Processus thyreoidei sowie die Processus postero-mediales haben nichts mit den während des Larvenlebens funktionierenden Branchialien zu schaffen, sondern sind stehen gebliebene Reste des hinteren Abschnittes der larvalen Branchialplatte, die dann ein selbständiges Längenwachstum erreichten. (Über alles dieses vgl. Fig. 82, A—C).

D. Reptilien.

In der Reihe der Reptilien erfährt das Kopfskelett eine ausserordentlich reiche und mannigfache Ausgestaltung, und wenn auch im einzelnen viele und bedeutsame Unterschiede dem Amphibienschädel gegenüber bestehen, so sind doch die Grundzüge des letzteren, zumal bei Sauriern, deutlich nachweisbar.

Auf der anderen Seite aber muss auch hier schon auf die vielfachen Ähnlichkeiten hingewiesen werden, welche zwischen dem Kopfskelett der Saurier und demjenigen der Vögel bestehen. Hierauf, sowie auf zahlreiche andere, übereinstimmende morphologische Merkmale gründet sich ja auch der für beide, Reptilien und Vögel, gebräuchliche Kollektiv-Name „Sauropsiden". —

Trotz dieser Übereinstimmung im Grundplan des Amphibien- und des Reptilien-Schädels muss aber doch eingeräumt werden, dass keine einzige der rezenten Amphibienformen direkt zu den Reptilien hinüberleitet, während sich andererseits Anknüpfungspunkte bei fossilen Formen, wie z. B. bei Stegocephalen, nicht verkennen lassen. Auch Hatteria gehört hierher.

Um nun in der Fülle des Materiales einen klaren Überblick zu ermöglichen, werde ich im Folgenden zunächst Gesichtspunkte mehr allgemeiner Art, soweit sie für alle Reptilien-Gruppen, bezw. für die Amnioten überhaupt in Betracht kommen, aufstellen und dann erst die Schilderung der einzelnen Abteilungen folgen lassen. Wenn ich dabei das Hauptgewicht auf den Saurierschädel lege, so geschieht dies erstlich einmal aus dem Grund, weil derselbe den Typus

Digitized by Google

des Reptilienschädels in reiner Form repräsentiert und zweitens deshalb, weil er, dank den grundlegenden Untersuchungen von E. Gaupp, am besten durchgearbeitet ist und dadurch unserem Verständnis am nächsten liegt.

Das knorpelige Primordialkranium spielt, abgesehen von der Naso-Ethmoidal-Region bei Reptilien in der Regel in nachembryonaler Zeit keine grosse Rolle mehr, und nicht überall legt es sich in jenen breiten, zusammenhängenden Knorpelkomplexen mehr an, wie wir ihnen am Schädel der Anuren begegnet sind. Vielfach, wie z. B. bei Sauriern (Lacerta), handelt es sich deshalb um Fensterbildungen, d. h. um häufig ausgefüllte Durchbrechungen des Knorpels, kurz um mannigfache Reduktionen. Diese Minderwertigkeit des Chondrokraniums wird allerdings durch Deckknochen zum Teil später kompensiert, und da auch sonst der Verknöcherungsprozess eine grosse Rolle spielt, so macht der fertige Reptilien-Schädel im allgemeinen einen festen und soliden Eindruck.

Was die kranio-vertebrale Verbindung betrifft, so ist hier nochmals daran zu erinnern, dass sich dieselbe den Amphibien gegenüber um drei Wirbel verschoben hat, so dass auch die Austrittsöffnungen für die drei Hypoglossuswurzeln noch im Schädel liegen, und es mag hier schon betont werden, dass die kranio-vertebrale Grenze bei allen Amnioten an gleicher Stelle liegt. — Wie es sich nun also im Vergleich mit den Amphibien in dieser Gegend um topographische Unterschiede handelt, so liegen auch formelle Differenzen vor, von welchen beim Säugetierschädel die Rede sein wird.

Der bei Anamnia eine so grosse Rolle spielende Belegknochen am Dache der Mundhöhle, das Parasphenoid, beginnt allmählich sich zurückzubilden, doch lässt er sich noch durch die ganze Reihe der Reptilien nachweisen, obgleich er in die Masse des Basisphenoid mehr oder weniger mit einbezogen wird.

Immerhin wird der solide, feste Schädelgrund bei den Reptilien durch Knochen gebildet, die sich auf knorpeliger Grundlage gebildet haben, nämlich durch das Basioccipitale und das oralwärts sich anschliessende Basisphenoid. Dorsalwärts vom grossen Hinterhauptsloch ist in jener supraoccipitalen Knochenspange („Tectum synoticum“ der Amphibien) ein Supraoccipitale aufgetreten.

Die bei Amphibien noch rein horizontal verlaufende, cerebronasale Achse erfährt allmählich eine Art von Knickung, derart, dass sie von der Interorbitalgegend aus von hinten (kaudal) und oben (dorsal) nach vorne abwärts verläuft. Aus diesem bei den Hauptgruppen der Reptilien allerdings in wechselndem Grade sich ausprägenden Verhalten resultiert vor allem eine verschiedene Lagebeziehung der, wesentlich in der Sagittalen erweiterten, Nasenhöhle zur Schädelhöhle. Beim Säugetierschädel wird dies in Wort und Bild noch weiter ausgeführt werden.

Bei allen Reptilien bildet sich ein Septum interorbitale, aber allerdings in sehr verschiedenem Grade aus, so dass der vorderste Abschnitt der Schädelhöhle in wechselnder Anordnung reduziert und mehr oder weniger dorsalwärts verlagert wird.

Digitized by Google

Die Schädelknochen der Reptilien erfahren sowohl nach Form, als nach Zahl eine viel reichere Ausgestaltung, als bei rezenten Amphibien. Im Bereich des Schädeldaches liegen die meist zu einer unpaaren Platte verschmolzenen (bei Sauriern von dem sogenannten

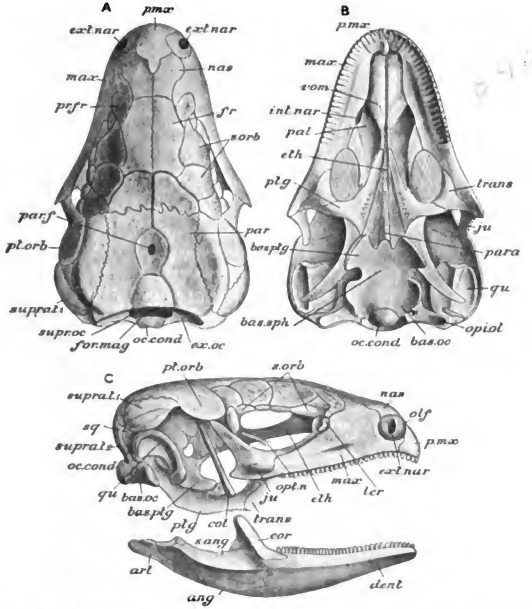


Fig. 83. Kopfskelett von Lacerta agilis. Aus Parker und Haswell's Zoologie, nach W. K. Parker. A dorsale, B ventrale, C seitliche Ansicht. *ang* Angulare, *art* Artikulare, *bas. oc.* Basi-Occipitale, *bas. ptg.* Proc. basipterygoideus, *bas. sph* Basisphenoid, *col.* Epipterygoid, *cor* Koronoideum, *dent* Dentale, *eth* Ethmoid, *ex. oc* Exoccipitale, *ext. nar* äussere Nasenlöcher, *for. mag* Foramen magnum, *fr.* Frontale, *int. nar* innere Nasenlöcher, *ju* Jugale, *lcr* Lacrimale, *max* Maxillare, *nas* Nasale, *oc. cond* Condyli occipitales, *olf* Riechkapsel, *opi. ot* Opisthotikum, *opt. n.* Nervus opticus, *pal* Palatinum, *par* Parietale, *para* Parasphenoid, *par. f* Foramen parietale, *p. mx* Praemaxillare, *pr. fr* Praefrontale, *ptg* Pterygoid, *pt. orb* Postorbitale, *qu* Quadratum, *s. ang.* Supraangulare, *s. orb.* Supraorbitalia, *sq* Paraquadratum, *supra. t*^{1}, *supra. t*^{2} Scutum retrofrontale und Squamosum, *supr. oc* Supraoccipitale, *trans* Os transversum, *vom* Vomer.

Foramen parietale durchbohrten) Parietalia, sowie nach vorne davon die Frontalia, welche ebenfalls (viele Lacertilier und Krokodile) miteinander verschmelzen können. Entweder beschränken sich

Digitized by Google

jene Knochen auf das Schädeldach, oder aber beteiligen sie sich, wie dies für Schildkröten und Schlangen gilt, auch noch am Aufbau der seitlichen Schädelwand (Orbitalbucht)[1]).

Ausser den Scheitel- und Stirnbeinen kommen beim Aufbau des Schädeldaches auch noch Post- und Praefrontalia in Betracht, und auch ein Postorbitale kann hinzutreten. Weiter nach vorne gegen die Schnauze zu, beziehungsweise seitlich von der, wie schon erwähnt, häufig in grosser Ausdehnung knorpelig bleibenden Ethmoidalgegend liegen die Lacrimalia und Nasalia, an welch letztere sich vorne das paarige oder unpaare Praemaxillare[2])

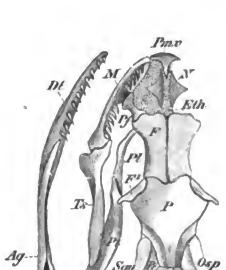


Fig. 84.

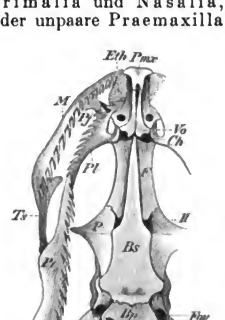


Fig. 85.

Fig. 84. und 85. Schädel von Tropidonotus natrix. A von der Dorsal-, B von der Ventralseite. *Ag* Angulare, *Art* Artikulare, *Bp* Basioccipitale, *Bs* Basisphenoid, *Ch* Choane, *Coce* Condylus occipitalis, *Dt* Dentale, *Eth* Ethmoid, *F* Frontale, *F'* Postorbitale, *Fov* Fenestra ovalis, *II* Optikusloch, *M* Maxillare, *N* Nasale, *Ol* Occipitale laterale, *Osp* Occipitale superius, *P* Parietale, *Pe* Petrosum, *Pf* Präfrontale, *Pl* Palatinum, *Pmx* Praemaxillare, *Pt* Pterygoid, *Qu* Quadratum, *SA* Supraangulare, *Sqa* Squamosum, *Ts* Os transversum, *Vo* Vomer.

anschliesst. Lateral und hinten von diesen liegen die Maxillaria, welche bei der Begrenzung des Kieferrandes stets die Hauptrolle spielen. (Über alle diese Verhältnisse vergl. man die Fig. 83, 84.)

Die Mitte der ventralen Fläche des Hirnschädels nimmt der bereits unter dem Namen des Os basi-occipitale und basi-sphenoidale aufgeführte Knochenkomplex ein. An diese Knochenreihe schliessen

[1]) Das oben erwähnte Foramen parietale, dessen schon bei den fossilen Amphibien Erwähnung geschah, findet sich nicht nur bei Lacertiliern, sondern auch bei Schleichen. Bei Chamäleoniden liegt es im Bereich der Frontalia. Vergl. das Pinealorgan im Kapitel über das Gehirn.

[2]) Bei den meisten Lacertiliern, sowie unter den Cheloniern bei Chelys, sind die Praemaxillaria verschmolzen; bei Ophidiern erscheinen sie sehr reduziert und sind ebenfalls miteinander verschmolzen.

Digitized by Google

sich nach vorne zu der Vomer und etwas nach hinten und lateralwärts das Palatinum, von welchem sich das Pterygoideum zum Quadratum hinüberspannt. Ferner ist noch zu erwähnen das sogenannte Transversum (es fehlt den Cheloniern), welches sich wie ein Strebepfeiler zwischen Pterygoid und Maxillare erstreckt. (Fig. 83, 84, 88). Schliesslich nenne ich noch einen bei vielen Sauriern vorkommenden, das Scheitelbein mit dem Pterygoid verbindenden Knochenstab, das Epipterygoid[1] (Fig. 83, *C* bei *col*). Es entspricht dem Processus ascendens des Urodelenquadratums und hängt auch bei Reptilien in der Ontogenese noch mit dem Quadratum zusammen (Gaupp)[2].

Während nun die aus dem Os pterygoideum und palatinum gebildete schlanke Knochenspange bei Sauriern und Ophidiern mehr oder weniger weit von der medialen Zone des Schädelgrundes abgerückt und mit letzterem durch ein Gelenk beweglich verbunden ist, erscheint sie bei den Cheloniern und noch viel mehr bei Krokodiliern derart basalwärts am Schädel gelagert, dass sich die Hälften beider Seiten ganz oder teilweise in der Mittellinie berühren. Indem nun auch noch die Gaumenfortsätze des Oberkiefers (Fig. 88 *M*) sich verbreitern und in der Mittellinie miteinander, beziehungsweise mit den Palatina (*Pl*) in Berührung treten, resultiert daraus — und dieser wichtige Vorgang tritt hier zum erstenmal am Wirbeltierschädel in die Erscheinung — erstens eine Abdrängung des Vomers vom Dache der Mundhöhle, resp. eine Verlagerung desselben in das Cavum nasale, wo er eine senkrechte Platte bildet, und zweitens ein von der eigentlichen (sphenoidalen) Schädelbasis sich abhebendes und diese von der Mundhöhle abschliessendes **zweites Dach** des Cavum oris. Der zwischen letzterem, dem „sekundären Gaumen", und der Basis cranii gelegene Hohlraum fällt in die Rückwärtsverlängerung der Nasenhöhle, welche dadurch schärfer von der Mundhöhle differenziert erscheint, und deren Choanen sich infolgedessen gewissermassen zu langen, erst weit hinten in der Regio basi-occipitalis ausmündenden Röhren ausdehnen[3].

---

[1]) Früher unpassenderweise als „Columella" bezeichnet.

[2]) Auch der knorpelige, eine Strecke weit auf dem Os pterygoideum verlaufende Processus pterygoideus, sowie die Cartilago articularis ossis pterygoidei, mittelst welcher das Os pterygoideum an dem bei Sauriern neu auftretenden Proc. basipterygoideus der Schädelbasis artikuliert, gehören genetisch zum Quadratum, resp. zum Palatoquadratum. (Vergl. auch die Arbeit von R. Broom.)

[3]) Die Bildung des rudimentären Gaumens bahnt sich schon bei Amphibien (nach der Metamorphose) an und macht dann in der Reihe der Sauropsiden von Sphenodon und den Lacertiliern an bis zu den Cheloniern, Krokodiliern und Vögeln stetige Fortschritte. Das bestimmende Moment für eine derartige Bildung liegt nun nach E. Göppert nicht etwa darin, die Nasenhöhle gegen das Eindringen von Fremdkörpern aus der Mundhöhle zu schützen, sondern ihre Bedeutung beruht auf ihrem Zusammenwirken mit den Teilen des Mundhöhlenbodens, im besonderen der Zunge. „Die Seitenränder der Zunge liegen den oft sehr geringfügigen Gaumenfortsätzen an. Zunge und Gaumenanfänge schneiden dann aus dem Raum der primitiven Mundhöhle einen dorsalen Teil, den Ductus naso-pharyngeus heraus und bilden damit den Boden eines Kanales, in welchem die Respirationsluft auf dem Wege zwischen Apertura nasalis interna und Larynx strömt." (Göppert.) Dasselbe leistet bei höheren Formen (Mammalia) der sekundäre Gaumen allein, und zwar nicht nur bei fest geschlossener, sondern auch, unter geringfügiger Hebung des Mundbodens, bei klaffender Mundspalte. Dabei ist es von Interesse zu konstatieren, dass auch höhere Formen ontogenetisch noch Stadien durchlaufen,

Digitized by Google

Bei Krokodiliern werden die Choanen-Öffnungen von den Pterygoiden umschlossen, bei Cheloniern dagegen liegen sie noch vor denselben am Zusammenstoss des Vomers und der Palatina. Es sind also hier die Flügelbeine in die Begrenzung des Nasen-Rachenganges noch nicht mit einbezogen, was auch für die fossilen Stammväter der Krokodilier, für Belodon und Teleosaurus, gilt.

Was die Interorbital-Zone des Saurierschädels betrifft, so besteht sie aus einem Material, welches, dem Boden plus einem Teil der Seitenwände des Amphibienschädels entsprechend, früher mehr seitlich lag und das dann gegen die Mittellinie derart zusammengeschoben wurde, dass die Optikuslöcher nahe zusammentraten und die Riechlappen hoch oben dorsal im Interorbitalseptum nach vorne zu laufen gezwungen wurden. Es handelt sich also hier nicht mehr um den breiten Boden des Amphibien-Kraniums, und der bei letzterem als „Orbitosphenoid" bezeichnete vordere Abschnitt der lateralen Schädelwand entspricht hier dem sogenannten supraseptalen Knorpel mit Septum interorbitale.

Dies geht aus den Abbildungen (Fig. 86) klar hervor, und eben dadurch bekommt man auch einen vortrefflichen Einblick in jenes Knorpelgebilde, welches von Gaupp mit dem Namen der „Randspange" bezeichnet wird.

Hier ist auch der passende Ort, um auf den „Processus basipterygoideus" aufmerksam zu machen und darauf hinzuweisen, dass in demselben höchstwahrscheinlich der Vorläufer jenes Skelettteiles zu erblicken ist, welcher im Säugetierschädel als „Ala temporalis ossis sphenoidei" eine wichtige Rolle zu spielen berufen ist (E. Gaupp).

Bevor ich die Orbitalregion verlasse, möchte ich noch den aus dermalen Knochen sich aufbauenden, auf fossile Formen zurückweisenden zirkumorbitalen Knochenring bei Lacertiliern erwähnen (vergl. Fig. 83 A).

Wenn ich mich nun zur Betrachtung der Ohrkapsel wende, so ist vor allem zu betonen, dass von den bei den Amphibien bereits namhaft gemachten „Ossa otica" auch bei Reptilien das Prootikum (Petrosum) die Hauptrolle spielt.

Ausser der zwischen letzterem und dem Opisthotikum (dieses erhält sich übrigens nur bei Cheloniern als selbständiger Knochen) liegenden, vom Stapes verschlossenen Fenestra ovalis besteht auch eine Austrittsöffnung des perilymphatischen Raumes, die als Fenestra rotunda s. cochleae bezeichnet wird. — In der Regel kommuniziert die Paukenhöhle durch die Eustachische Röhre (Tuba auditus) mit der Rachenhöhle.

Als schalleitender Knochen dient die sogenannte Columella auris[1]).

welche in wesentlichen Punkten mit den Zuständen unvollkommener Gaumenbildung übereinstimmen.

1) Den Schlangen fehlen, wie es scheint, ganz allgemein eine Tuba, Paukenhöhle und Trommelfell, dagegen ist eine Columella auris vorhanden, die dem Mangel eines Cavum tympani entsprechend ganz in Weichteile eingeschlossen wird. Sie besteht aus zwei Teilen, einem inneren längeren und einem kürzeren äusseren. Letzterer ist mit der Hinterseite des Quadratums verbunden; der innere Teil verschliesst die Fenestra ovalis.

Digitized by Google

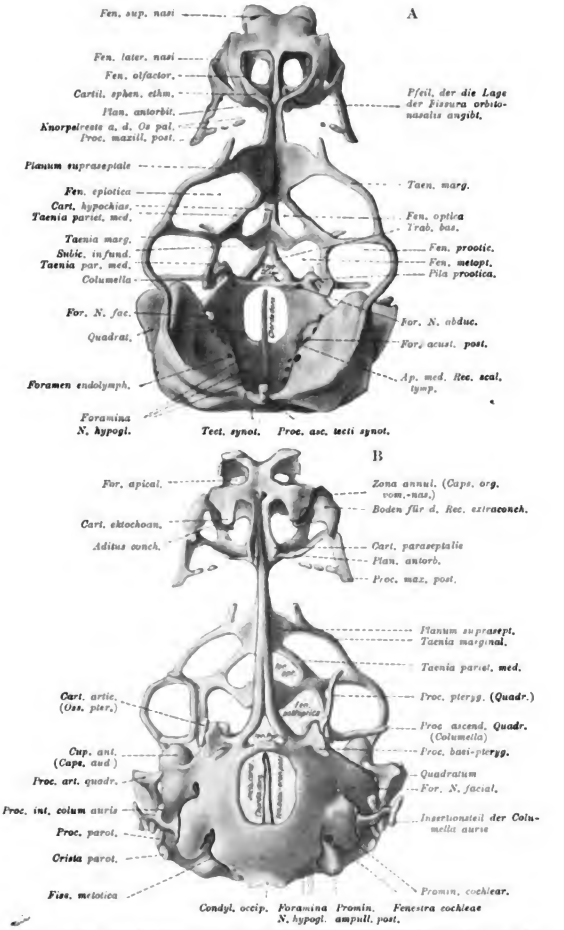


Fig. 86. Das Chondrokranium eines Embryo von Lacerta agilis, nach E. Gaupp. — A dorsale, B ventrale Ansicht.

Digitized by Google

Bei Sauriern, bei welchen die Kolumella aus dem medialen knöchernen Stapes und der lateralen, knorpeligen, in das Trommelfell eingelassenen Extrakolumella (Gadow) besteht[1]), ist die Membrana tympani zwischen dem Os quadratum, dem Processus retroarticularis des Unterkiefers und dem M. depressor mandibulae ausgespannt und zeigt nach Lage und Ausbildung starke Schwankungen.

Bezüglich des genaueren Verhaltens der Tuben und der Paukenhöhle der Chelonier und Krokodilier vergl. das Kapitel über das Gehörorgan.

Der Suspensorial-Apparat des Unterkiefers besteht, ähnlich wie bei Amphibien, wesentlich aus dem Quadratum[2]), welches

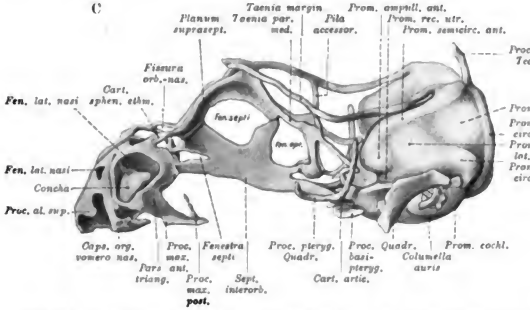


Fig. 86. Das Chondrokranium eines Embryo von Lacerta agilis, nach E. Gaupp. — C seitliche Ansicht.

dem Schädel nur lose anliegen (Ophidier, die meisten Lacertilier) oder fest mit ihm verbunden sein kann (Hatteria, Chelonier, Krokodilier).

Eine besondere Besprechung erheischt die Schläfengegend, insofern dieselbe bei den verschiedenen Reptiliengruppen typische Unterschiede aufweist, welch letztere nur durch die Annahme einer sehr frühzeitigen Divergenz aus dem primitiven Reptilientypus zu erklären ist. Alle Krokodile, Chelonier, Saurier und die meisten Schlangen besitzen ein Squamosum; alle Krokodile

[1]) Die Art der Verbindung der beiden Kolumella-Abschnitte schwankt von wahrer Gelenkbildung bis zu vollständiger Verschmelzung, und auch die spezielle Ausgestaltung unterliegt zahlreichen Schwankungen, bezw. auch Rückbildungen. Der Grundplan ist aber immer derselbe. Extrakolumella sowohl als auch der Stapes sind hyalen Ursprungs, und der Stapes entspricht zweifellos dem Operculum plus Columella der Amphibien.

[2]) Bei Schlangen (Fig. 84, 85 *Squ Qu*) ist es nur indirekt, d. h. mittelst des Squamosum, mit dem Schädel verbunden. Dabei springt es weit nach hinten aus und bedingt, indem auch das Gelenkende des Unterkiefers entsprechend weit nach hinten reicht, eine sehr weite Mundspalte. Dazu kommt noch, dass die beiden Unterkieferspangen an ihren Vorderenden durch ein elastisches Band miteinandar verknüpft sind.

Digitized by Google

und fast alle Chelonier und Saurier ein Paraquadratum (vergl. die Amphibien), aber bei keinem Vertreter der genannten Ordnungen findet sich ein Quadrato-maxillare. Hatteria besitzt noch ein solches, vereinigt aber im übrigen in ihrem stark entwickelten Paraquadratum Saurier- und Chelonier-Charaktere. Das Squamosum scheint ganz verloren zu sein.

Bei den engmäuligen Schlangen, denen ein Squamosum fehlt, sind somit alle drei der oben betrachteten Skelettstücke verloren gegangen.

Das Squamosum und Paraquadratum beteiligen sich bei den verschiedenen Reptiliengruppen in verschiedener Weise am Aufbau jener Spangenbildungen, die man als oberen und unteren Jochbogen bezeichnet.

Fig. 87. Schädel einer jungen Sumpfschildkröte (Emys europaea). Seitliche Ansicht. *Bp* Knorpelnaht zwischen Basioccipitale und Basisphenoid, *Cocc* Condylus occipitalis, *F* Frontale, *F¹* Postfrontale, *HK* Hornscheiden, *I* Eintrittsöffnung des N. olfactorius in die Nasenhöhle, *Jug* Jugale, *M* Maxillare, *Md* Mandibula, *Mt* Membrana tympani, *Na* äussere Nasenöffnung, *Ol* Occipitale laterale, *Osp* Occipitale superius, welches hier einen Kamm erzeugt, *P* Parietale, *Pf* Praefrontale, welches sich stark am vorderen Abschluss der Augenhöhle, beteiligt, *Pmx* Praemaxillare, *Pqu* Paraquadratum, *Qu* Quadratum, *Si* Septum interorbitale, *Sqa* Squamosum, *Vo* Vomer.

Wie bei den Amphibien, so kann man auch bei den Reptilien, resp. bei den Amnioten im allgemeinen, je nach dem Verhalten der Knochen in der Schläfengegend[1]) drei Typen unterscheiden, die ich hier nach dem Vorgange von E. Gaupp in einer Liste zusammenstelle.

1. der stegokrotaphe Typus (mit bedeckten Schläfen). (Seeschildkröten, Gymnophionen, Stegocephalen und die primitivsten Reptilien).
2. der zygokrotaphe Typus (mit Jochbögen), welcher aus dem stegokrotaphen Typus hervorgegangen zu denken ist. Es handelt sich dabei um einen oder zwei (unterer und oberer) Jochbögen. Nur einen unteren Jochbogen besitzen: Anuren und Vögel, nur einen oberen: manche Tritonen, die meisten Schildkröten, Saurier, Säuger. Beide Joch-

[1]) Über die Benennung der in der betreffenden Schädelgegend in Betracht kommenden Knochen ist noch keine Einigung erzielt, und dadurch wird das Verständnis ausserordentlich erschwert.

Digitized by Google

bögen besitzen: die Krokodile, Rhynchocephalen und manche fossile Reptilien; dazu unter den Urodelen: Tylototriton.

3. der gymnokrotaphe Typus (mit ganz freien Schläfen). (Die meisten Urodelen, alle Schlangen, einige Schildkröten, Saurier, Säuger).

Im Bereich des Unterkiefers entwickelt sich eine wechselnd grosse Zahl von Knochen, nämlich ein, Reste des Meckel'schen Knorpels einschliessendes Dentale, ein Operkulare, Artikulare, Komplementare, Angulare und Supraangulare[1]).

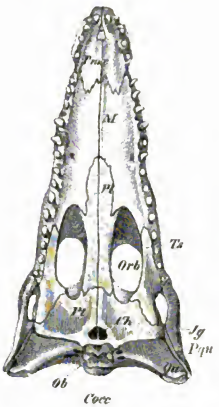


Fig. 88.

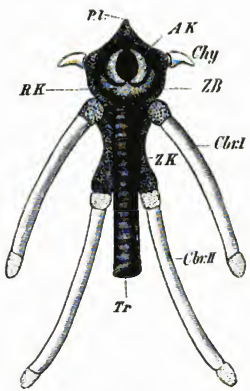


Fig. 89.

Fig. 88. Schädel eines jungen Krokodils, ventrale Ansicht. *Ch* Choanen, *Cocc* Condylus occipitalis, *Jg* Jugale, *M* Processus palatinus des Maxillare, *Ob* Occipitale basilare, *Orb* Orbita, *Pl* Palatinum, *Pmx* Praemaxillare, *Ppu* Paraquadratum, *Pt* Pterygoid, *Qu* Quadratum, *Ts* Os transversum.

Fig. 89. Kehlkopf und Zungenbein-Kiemenbogenapparat von Emys europaea. *AK* Aryknorpel, *Cbr. I, Cbr. II* Cornu branchiale I und II, *Chy.* Cornu hyale, *P. l.* Processus lingualis, *RK* Ringknorpel, *Tr* Trachea, *ZB* Orale Verbreiterung des Zungenbeinkörpers, *ZK* (Kopula).

Die Bezahnung ist bei allen Reptilien im allgemeinen eine kräftige. Wie bei Amphibien können ausser dem eigentlichen Kieferknochen auch noch die Gaumen- und Flügelbeine Zähne tragen. Bürstenartige Sphenoidalzähne kommen bei rezenten Reptilien nicht mehr vor, und die Chelonier sind sogar ganz zahnlos. Ihre Kiefer-

[1]) Bezüglich der durch die Kaumuskeln vermittelten Bewegungen, (Oberkiefer, Pterygopalatinbogen mit Epipterygoid s. Kolumella und Unterkiefer) verweise ich auf die Ausführungen von O. Charnock-Bradley.

Digitized by Google

knochen sind an ihrer freien Kante mit starken Hornscheiden überzogen (vgl. das Kapitel über die Zähne).

Nur Hatteria unter allen rezenten Reptilien besitzt auch einen bezahnten Vomer; allein es handelt sich jederseits nur noch um einen oder höchstens zwei Zähne, oder kann die Bezahnung auch gänzlich fehlen. Darin liegt die letzte Andeutung einer bei den Ur-Reptilien reicheren Bezahnung, die im Laufe der Phylogenie eine Beschränkung erfahren hat (vergl. das über die Zähne handelnde Kapitel).

Dass unter den untergegangenen Reptiliengeschlechtern auch solche existierten, deren Kopf mit einem Hornschnabel versehen war (z. B. Ceratopsidae), wurde schon beim Hautskelett erwähnt. Es waren monströse Tiere mit einer Schädellänge von über zwei Meter, mit Hörnern und einem schirmdachartig über den Nacken vorspringenden, hinteren Schädelrand, mit einem Parietalloch und Hufen an Fingern und Zehen. Dazu kam noch ein gewaltiger, aus Platten, Buckeln und Dornen bestehender Hautpanzer.

Entsprechend der fehlenden Kiemenatmung spielt das Branchialskelett bei Reptilien keine grosse Rolle und ist oft bis auf minimale Spuren rückgebildet. Bei Lacertiliern und Krokodiliern verbinden sich mit der Kopula, welche zum Teil in der Zunge eingebettet sein kann, jederseits zwei Bogenreste, von denen das erste Paar als Cornu branchiale I, das zweite als Cornu branchiale II bezeichnet werden können. Bei Schlangen persistieren vom Branchialskelett im wesentlichen nur Hyoid-Reste, und selbst diese können verschwinden. Bei Cheloniern existiert nach vorne von den oben schon erwähnten Cornua branchialia I und II noch ein Paar kleiner Spangen, die man als Cornua hyalia bezeichnen kann (Fig. 89). Vielleicht entsprechen sie dem vorderen Radienpaar am Hyobranchialskelett der Urodelen (vergl. diese). Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen müssen übrigens noch den Beweis für die Richtigkeit der Deutung erbringen. Hervorzuheben ist noch die Grösse und Massigkeit, wodurch sich der Zungenbein-Apparat der Chelonier von demjenigen der übrigen Reptilien unterscheidet. Ferner dient er bei Cheloniern nicht nur als Stützgerüst für die Zunge, sondern gibt auch eine Unterlage ab für den Anfangsteil der Respirationsorgane, insofern der Kehlkopf und das vordere Stück der Luftröhre in eine Rinne des nach Grösse und Form sehr verschieden gestalteten (knorpeligen oder auch verknöcherten) Zungenbeinkörpers eingelassen sind (vergl. Fig. 89).

E. Vögel.

Wie ich oben schon auseinandergesetzt habe, steht der Vogelschädel in den nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu demjenigen der Reptilien, zumal zu dem der Lacertilier. Trotzdem bestehen zwischen beiden gewisse Unterschiede, die besonders hervorgehoben zu werden verdienen.

Vor allem zeigt die Schädelkapsel, entsprechend dem auf höherer Stufe stehenden Gehirn, in specie dem Vorderhirn, eine grössere Geräumigkeit, und die infolgedessen Platz greifenden Veränderungen prägen sich namentlich in der Occipital- und Labyrinthregion aus.

Digitized by Google

Das Cavum cranii hat sich bei den Vögeln — und ähnliches gilt auch für die Schildkröten, Schlangen, vor allem aber für Säuger — auf Kosten früher extrakraniell gelagerter Teile erweitert[1]).

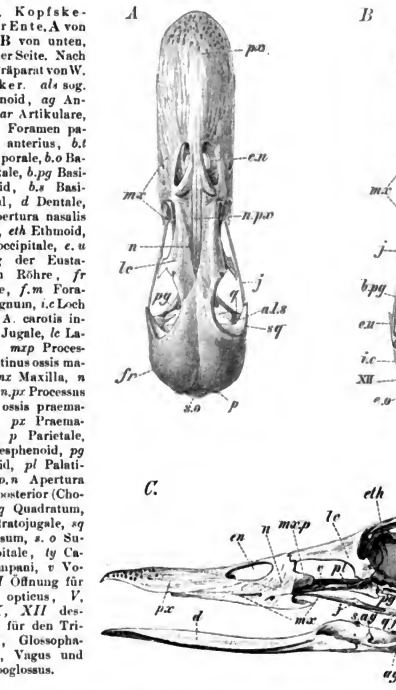


Fig. 90. Kopfskelett der Ente. A von oben, B von unten, C von der Seite. Nach einem Präparat von W. K. Parker. *als* sog. Alisphenoid, *ag* Angulare, *ar* Artikulare, *a. p. f.* Foramen palatinum anterius, *b.t* Basitemporale, *b.o* Basioccipitale, *b.pg* Basipterygoid, *b.s* Basisphenoid, *d* Dentale, *e.n.* Apertura nasalis externa, *eth* Ethmoid, *e.o* Exoccipitale, *e.u* Öffnung der Eustachischen Röhre, *fr* Frontale, *f.m* Foramen magnum, *i.c* Loch für die A. carotis interna, *j* Jugale, *lc* Lacrimale, *mx.p* Processus palatinus ossis maxillae, *mx* Maxilla, *n* Nasale, *n.px* Processus nasalis ossis praemaxillaris, *px* Praemaxillare, *p* Parietale, *p.s* Praesphenoid, *pg* Pterygoid, *pl* Palatinum, *p.n* Apertura nasalis posterior (Choanen), *q* Quadratum, *qj* Quadratojugale, *sq* Squamosum, *s. o* Supraoccipitale, *ty* Cavum tympani, *v* Vomer, *II* Öffnung für den N. opticus, *V, IX, X, XII* desgleichen für den Trigeminus, Glossopharyngens, Vagus und Hypoglossus.

Dagegen zeigen die, in schroffem Gegensatz zu den Reptilien, eine zarte, spongiöse („pneumatische") Struktur besitzenden Knochen

[1]) E. Gaupp stellt deshalb dem „protocölen" Schädel den „auxicölen" Schädel der Warmblüter gegenüber und bemerkt dazu: „Wie das Kranium der Wirbeltiere in bezug auf seine kaudale Ausdehnung keine konstante Grösse ist (man kann in dieser Hinsicht von einer „Proto-" und „Auximetamerie", Sagemehl, reden) sondern Teile, die früher der Wirbelsäule angehörten, sich einverleibt, so sind auch die Grenzen seiner Höhle nicht konstant; der Begriff Cavum cranii bezeichnet keine konstanten und identischen Grössen."

Digitized by Google

das Bestreben, unter Verstreichung der Nähte zu einer einheitlichen Masse zusammenzufliessen (Fig. 90, A, C).

Einzig und allein im Bereich der Nasenregion können Knorpelteile das ganze Leben erhalten bleiben.

Der Condylus occipitalis liegt nicht mehr an der hinteren Zirkumferenz des Schädels, d. h. nicht mehr in der axialen Verlängerung der Wirbelsäule, sondern ist mehr nach abwärts und vorwärts an die Schädelbasis gerückt, und das bei Reptilien noch horizontal liegende Supraoccipitale hat sich unter dem Einfluss des Gehirns steil aufgerichtet. Die Schädelbasis wird durch ein Basioccipitale und ein Basisphenoid gebildet. Von letzterem erstreckt sich ein knöchernes Rostrum, der letzte Rest der vorderen Partie eines Parasphenoids, nach vorne. Der hintere Abschnitt des Parasphenoids persistiert in Form einer an der Unterfläche des Basisphenoids und zum Teil des Basioccipitale sich hinziehenden Knochenplatte („Basitemporale"). Dorsal von dem oben genannten Rostrum sphenoidale tritt in embryonaler Zeit ein kleines Praesphenoid auf, und die interorbitale Schädelpartie erfährt unter dem Einflusse der grossen Augen eine ähnliche Einschnürung wie bei Lacertiliern, sie besteht aber aus solideren Gewebselementen, d. h. sie ist weniger durch membranöse Teile aufgebaut. Die Gehörkapsel, welche schon viel mehr in das Cavum cranii einbezogen erscheint als bei Reptilien, ossifiziert von drei, später zu einer einheitlichen Masse konfluierenden Zentren aus, und die Verhältnisse des geräumigen Cavum tympani, der Fenestra ovalis und rotunda sowie der Kolumella (Stapes und Extracolumella) gleichen denjenigen der Reptilien in hohem Grade. Die Eustachischen Röhren fliessen am Pharynx-Dach in der Mittellinie miteinander zusammen. (Über die Kolumella vergl. den Säugetierschädel sowie das Kapitel über das Gehörorgan.)

Fig. 91. Kopf der Archaeopteryx lithogr. Nach Dames. *N* Nasengegend, *OS* Orbita mit skleralem Knochenring.

Das Quadratum, sowie der ganze Maxillo-Palatin-Apparat sind mit dem Kranium beweglich verbunden. Zwischen der zarten Pterygopalatinspange einer-, sowie den in der Regel zu einem unpaaren Stück zusammenfliessenden und nicht regelmässig auftretenden Vomeres andererseits, können die mannigfachsten Verbindungen bis zum vollständigen Zusammenfluss existieren[1]). Von einem Palatum durum im Sinne der Krokodilier kann, da die Palatinbögen mehr oder weniger weit in der Mittellinie voneinander getrennt bleiben, keine Rede sein. Die Choanen liegen stets zwischen Vomer und Palatinum. Die Praemaxillaria, deren Ausdehnung mit der Schnabellänge und -Form korrespondiert, sind miteinander verschmolzen.

[1]) Darin liegt eine hohe Bedeutung für die Charakterisierung gewisser Familien. Dasselbe gilt für die Art der Verbindung des Lacrimale mit seiner Nachbarschaft (Os frontale, nasale) und ebenso für die schon bei Sauriern in die Erscheinung tretenden, zuweilen in der Nähe des Lacrimale vorkommenden, kleineren Knochen, resp. Knochenreihen (Supraorbitalia s. Superciliaria, Infraorbitale s. Suprajugale, Uncinatum s. Lacrimo-Palatinum).

Digitized by Google

Maxilla und Quadratum sind durch ein Jugale und Quadratojugale in Form einer schlanken Spange verbunden. Ein Squamosum ist vorhanden.

Dass der Vogelschädel früher bezahnt war, beweisen die fossilen Vögel der Jura- und Kreideperiode (Fig. 91). Die Vögel des Tertiärs besassen schon keine Zähne mehr (vergl. das Kapitel über die Zähne). An ihre Stelle traten Hornscheiden, welche, ähnlich wie bei Cheloniern, die Kieferränder bedeckten und zu einer Schnabelbildung führten. Jede, in ihrem Aufbau aus ursprünglich einzelnen Stücken, ähnlich wie bei Reptilien, sich aufbauende Unterkieferhälfte zeigt in postembryonaler Zeit einen durchaus einheitlichen Charakter und verwächst am Vorderende synostotisch mit ihrem Gegenstück.

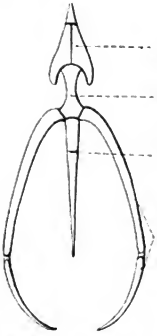


Fig. 92. Zungenbeinapparat vom Huhn nach C. Gegenbaur. Die Bezeichnungen nach E. Kallius.

Das Viszeralskelett des Vogelschädels zeigt sich stark zurückgebildet; der erste, gewöhnlich in zwei Stücke gegliederte Kiemenbogen (= dritter Viszeralbogen) aber persistiert nicht nur, sondern kann (Spechte) zu einer ausserordentlich langen, den ganzen Schädel von hinten und oben umgreifenden Spange auswachsen. Er wird als „Zungenbeinbogen" bezeichnet, wie er denn einen solchen auch funktionell vertritt. Vom zweiten Viszeralbogen erhält sich nur die Kolumella, der ganze übrige Rest verschwindet vollständig. Vom vierten lässt sich auch in fetaler Zeit keine Spur nachweisen.

Die Untersuchungen von E. Kallius lassen eine Beteiligung des zweiten Viszeralbogens am Aufbau der Kopularia mit Sicherheit ausschliessen. In kaudo-kranialer Richtung unterscheidet man ein Urohyale, ein Os entoglossum (ganz homolog dem gleichnamigen Gebilde der Reptilien) und ein Paraglossale, eine, im Anschluss an das Tuberculum impar der Zunge (s. diese) neu gemachte Erwerbung der Vögel.

E. Säuger.

Bei Säugern, deren Schädel in vielfacher Hinsicht auf reptilienartige Vorfahren zurückweist, handelt es sich um eine viel innigere Verbindung zwischen dem cerebralen und viszeralen Schädelabschnitt, als dies bei den bis jetzt betrachteten Wirbeltieren der Fall ist. Beide erscheinen nach vollendeter Entwickelung, abgesehen vom mandibularen Bogen, wie aus einem Guss, und bei den höchsten Typen, wie z. B. beim Menschen, stellt man den sogen. **Gesichtsschädel (Facies)** dem **Hirnschädel (Kranium)** gegenüber. Beide gehen derartige Lage-

Digitized by Google

beziehungen zueinander ein, dass der Gesichtsschädel mit dem Cavum nasale, je höher man in der Reihe der Säugetiere emporsteigt, immer mehr an die untere (basale) Seite des Hirnschädels zu liegen kommt, so dass man also bei den höchsten Formen bezüglich der gegenseitigen Lagerung nicht sowohl mehr von einem **Vorne** und **Hinten**, als vielmehr von einem **Unten** und **Oben** reden kann. Bei diesem Prozess, den wir, was die allmähliche Verlagerung der Nasenkapseln anbelangt, schon bei Reptilien angebahnt sahen, tritt der Gesichtsschädel, als der vegetativen Sphäre angehörend, bei dem höchsten Typus, dem Menschen, gegenüber dem grossen, auf eine hohe Entwickelung des Gehirns hinweisenden Hirnschädel stark in den Hintergrund, und zugleich ist die Abknickung der Schädelbasis von der Achse der Wirbelsäule noch viel weiter gediehen, als dies bei den Vögeln zu konstatieren war.

Wie bei Sauropsiden, so ist auch bei Säugern die Schädelbasis zum allergrössten Teil knorpelig präformiert und weist, zumal bei niederen Formen, wie z. B. bei Insektivoren, nur wenige, wesentlich durch den Durchtritt von Nerven und Gefässen vorbestimmte Unterbrechungen auf.

Auch die Seitenwände werden zum Teil noch von dem Chondrokranium vorgebildet, dieses zeigt aber hier schon grössere Lücken und Fensterbildungen. Die vom Foramen magnum bis zur Nasengegend sich erstreckende Basalzone besteht aus einem basi-occipitalen und einem basi-sphenoidalen Abschnitt, welche sowohl untereinander als auch vorne mit dem Nasenseptum kontinuierlich zusammenhängen.

Abgesehen von der, die vordere Orbitalregion mit der Nasenkapsel verbindenden, medianwärts liegenden Knorpelbrücke, welche dem Interorbitalseptum der Sauropsiden entspricht, und aus deren Verknöcherung das sogenannte vordere Keilbein oder Praesphenoid hervorgeht, hängen die primordialen Nasalkapseln mit dem zerebralen Chondrokranium seitlich nur durch ganz dünne Spangen zusammen, nämlich durch die von der Ala orbitalis jederseits ausgehende sogenannte Cartilago spheno-ethmoidalis. Der Säugetierschädel ist also zu den kielbasischen (tropibasischen) Schädeln zu stellen[1]). Die Ala orbitalis entspricht

---

1) Wie die Untersuchungen von E. Fischer ergeben haben, besitzt der embryonale Affenschädel eine ganze Reihe von Merkmalen, welche an die reptilartigen Vorfahren der Säugetiere erinnern und den Beweis liefern, dass sich die Primaten schon sehr frühe aus der allen Säugern gemeinsamen Wurzel abzweigten, mit anderen Worten, dass sie viele ursprüngliche Charaktere bewahrt haben, welche die gewöhnlich als „niedere" angesehenen übrigen Mammalia verloren haben.

Die beim erwachsenen Affen bedeutende Schmalheit der Interorbitalgegend ist erst sekundär erworben worden, denn alles deutet darauf hin, dass alle Affen von Vorfahren mit grosser Interorbitalbreite abstammen. Massgebend für diese Transformierung sind die Rückbildung der Affennase, bezw. des gesamten Geruchsorgans, die Gehirnentwickelung, das Auswachsen der Kieferpartie zur Schnauze und hauptsächlich die Verlagerung der Augen von der Seitenfläche des Kopfes an die Vorderfläche.

Was nun die reptilienartigen Zustände des embryonalen Affenschädels betrifft, so ist in erster Linie die Existenz eines typischen Interorbitalseptums zu erwähnen, welches, ausgespannt zwischen Nasen- und Gehirnkapsel, die Augen voneinander scheidet, und das bei vielen Affen auch im ausgewachsenen Zustande persistiert, während es bei anderen (Macacus, Mycetes, Anthropoiden) später wieder schwindet.

Zu diesen primitiven Verhältnissen gesellen sich noch weitere, wie z. B. das Vorhandensein einer besonderen Durchgangsöffnung für den Nervus abducens, sowie einer

Digitized by Google

dem supraseptalen Knorpel des Reptilschädels (Fig. 86), ist aber unter dem Einfluss des Gehirns noch mehr in die Horizontale umgelegt worden (Fig. 93). Erst später tritt eine festere Verlötung auf; die Orbitalflügel legen sich der hinteren Nasenwand (Planum antorbitale), welche aus einer anfangs steil vom sphenoidalen Schädelgrund aufgerichteten Lage (primitiver Charakter) allmählich immer mehr in die Horizontale übergeht[1]), enge an, während seitlich, unter Umformung benachbarter Partien, eine für die Säugerreihe in dieser Form neu erworbene Augenhöhle geschaffen wird (vergl. Fig. 93).

Wie schon früher auseinandergesetzt wurde, entspricht die Ala temporalis (Ala magna) des Säugerschädels dem Processus basipterygoideus des Saurierkraniums (Fig. 86). Dieser ist bei den Mammalia also in fortschrittlicher Richtung begriffen und unterliegt dabei gleichzeitig funktionellen und topographischen Veränderungen. Während nämlich der Processus basipterygoideus der Saurier keinen Anteil an der seitlichen Begrenzung des Schädelkavums nimmt, ist dies bei der Ala temporalis der Säuger, wenn auch oft nur in geringem Masse, der Fall[2]) und es ergeben sich hierfür ganz dieselben Gesichtspunkte, wie sie für die gleich zu betrachtende Ohr- und Hinterhauptsgegend in Betracht kommen (Einfluss der Vergrösserung des Gehirnes etc.).

Die Vergrösserung der Schädelhöhle unter dem Einfluss des Gehirns äussert sich an verschiedenen Stellen, so z. B. in der Hinterhauptsgegend, wo das Supraoccipitale nach hinten umgelegt wird, und in der Labyrinthregion, welche im Gegensatz zu niederen Typen, jetzt nicht mehr der Seitenwand angehört, sondern unter dem Einflusse des Gehirns basalwärts verlagert und seitlich umgelegt erscheint. Kurz, sie partizipiert jetzt, intrakraniell liegend, an der Formierung der

zwischen Ohrkapsel und basal-lateraler Occipitalpartie bestehenden längeren Spalte, entsprechend der Fissura metotica der Reptilien, in welche eine weite Öffnung aus der Ohrkapsel mündet. Diese Öffnung wird durch einen Knorpelbalken in zwei Teile geteilt, wodurch sich hier die Fenestra rotunda s. cochleae und der Aquaeductus cochleae von dem gemeinsamen, schon den Reptilien zukommenden Loche abschnüren.

[1]) Dabei ist aber wohl zu beachten, dass die Ebene der Lamina cribrosa bei den Säugern nicht der Ebene des Foramen olfactorium der niederen Vertebraten entspricht, und aus diesem Grunde kann auch bei den letzteren (ganz abgesehen von der vielfachen Durchbohrung) von einer Lamina cribrosa nicht die Rede sein. Die Lamina cribrosa ist eine Neubildung bei den Säugern, die näher dem Nasensacke liegt als die Ebene des ursprünglichen Foramen olfactorium. Bezüglich der daraus sich ergebenden Erklärung für den eigentümlichen Lauf des Ramus ethmoidalis (Trig. I) verweise ich auf die Ausführungen von E. Gaupp, [„das Chondrokranium von Lacerta agilis"].

[2]) Wenn diese von E. Gaupp vertretene Auffassung richtig ist — und dies scheint mir in der Tat der Fall zu sein —, so ist die Fissura orbitalis superior der Säuger als eine ganz neue Bildung, nämlich entstanden aufzufassen; durch die allmähliche Verengerung des ursprünglich sehr weiten Zwischenraumes zwischen der Ala temporalis (Proc. basipterygoideus) und der Ala orbitalis (Planum supraseptale). Von diesem Gesichtspunkte aus wären die an der betreffenden Stelle existierenden grossen Lücken als ein primäres Verhalten zu betrachten. Die Eintrittsöffnungen der Nerven in die Dura bei den Säugern entsprechen unter jener Voraussetzung den ursprünglichen, kranialen Austrittsöffnungen, und ferner würde sich daraus der Schluss ergeben, dass bei Säugern die ursprüngliche Seitenwand des Chondrokraniums, wie sie bei niederen Vertebraten vorhanden war, der Hauptsache nach geschwunden und nur noch in Resten vorhanden ist. Als solche Reste sind zu nennen: der Processus clinoideus und, wo sie überhaupt noch vorhanden, die „Randspange", in Form der Commissura parieto-orbitalis.

Digitized by Google

Schädelbasis, während an ihrer Stelle das Squamosum, welches bei niederen Vertebraten als selbständiger Deckknochen nach aussen von der Oberkapsel liegt, in der Regel zum seitlichen Abschluss der Schädelhöhle herangezogen wird[1]).

Aus obigen Ausführungen dürfte klar zu ersehen sein, dass der Schädelgrund der Säuger mit dem der Reptilien keineswegs als gleichwertig zu betrachten ist, mit anderen Worten, dass das Schädelcavum in der Wirbeltierreihe durchaus nicht identische Grössen repräsentiert. Dies verbietet sich schon deswegen, weil die beim Säuger-Schädel stark auswachsende Schnecke des Gehörorganes einen Teil der knorpeligen Basalplatte, wie sie beim Amphibienschädel schon vorliegt, zu ihrer Umrandung usurpiert hat.

Ich darf die Besprechung der in der Ohrkapselgegend des Säuger-Schädels sich vollziehenden, tief einschneidenden Veränderung nicht

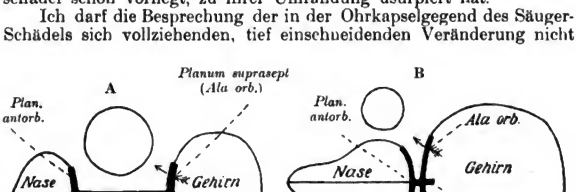


Fig. 93. Horizontalschnitt durch den Reptil- (A) und Maulwurf-Schädel (B), um die veränderten Lagebeziehungen zwischen Hirn- und Nasenkapsel, sowie den Augenhöhlen zu zeigen. Schema nach E. Fischer.

abschliessen, ohne noch vorher der Art und Weise zu gedenken, wie die Nervenlöcher im Laufe der Phylo- und Ontogenese eine Verschiebung erleiden. Dies gilt vor allem für das Facialis-Loch, welches bei den Amphibien noch zwischen der Ohrkapsel und der knorpeligen Basalplatte lag, während es bei den Säugern an die dorsale Kante der Ohrkapsel zu liegen kommt. Auch die Akustikus-Austrittsstellen erfahren starke Veränderungen, und ebenso wird der N. petrosus superficialis major in seinem Laufe nicht unwesentlich beeinflusst, insofern

[1]) Auch bei den Vögeln nimmt das Squamosum schon Teil an der Umschliessung des Cavum cranii. Bei den Säugern ist seine Beteiligung an der Schädelwandbildung übrigens eine sehr ungleiche. So beteiligt es sich z. B. bei Wiederkäuern und Cetaceen gar nicht daran, während es bei Insektivoren, Chiropteren und einigen Marsupialiern nur mit einem kleinen Stück in die Schädelhöhle hineinragt. In allen diesen Fällen handelt es sich übrigens höchstwahrscheinlich um keine primitiven Zustände.

Das Tympanicum, welches sich am Aufbau des knöchernen Gehörganges beteiligt und sich blasenartig zu einer sogenannten Bulla ossea ausdehnen kann, bildet als Pars tympanica einen Teil des sogenannten Schläfenbeines (Os temporum). Ein anderer Teil desselben wird durch das oben schon erwähnte Squamosum und zwei weitere werden durch die sehr variable Pars mastoidea s. epiotica und durch die viel gefestigtere und ungleich wichtigere Pars petrosa vorgestellt. Letztere entspricht dem früher schon oft genannten Prootikum und spielt bei der Umschliessung des Ohrlabyrinthes eine grosse Rolle. Bei Cetaceen ist das Petrosum nur ligamentös mit seiner Umgebung verbunden.

Digitized by Google

er jetzt bei Säugern völlig intrakraniell entspringt, während er bei niederen Formen extrakraniell von der Peripherie des N. facialis seinen Ursprung nimmt.

Bezüglich der Zahl und Anordnung der Nervenaustrittsstellen herrschen bei den verschiedenen Säugetierschädeln sehr grosse Verschiedenheiten. Bei Carnivoren u. a. treten das Foramen opticum, supraorbitale, ovale, rotundum, lacerum anterius und posterius selbständig auf. Bei niederen Säugern (Monotremen, Marsupialiern, gewisse Insektivoren) fällt das Foramen opticum mit der Fissura sphenoidalis (orbitalis) zusammen, und auch das Foramen rotundum Trigemini kann darin aufgehen (Echidna, gewisse Insektivoren, Dasypus, Prosimier). Bei Ornithorhynchus allein unter allen Säugetieren findet sich im Bereich der minimalen, senkrecht stehenden Lamina cribrosa jederzeit nur ein Loch für den N. olfactorius.

Was nun die Verbindung des Schädels mit der Wirbelsäule betrifft, so scheint auf den ersten Blick in dem Vorhandensein zweier Condyli occipitales ein tiefgehender Unterschied von den Sauropsiden vorhanden zu sein, was um so auffallender ist, als der Säugetierschädel, wie bereits erwähnt, zweifelsohne dieselbe kaudale Ausdehnung besitzt, wie der Sauropsidenschädel. Für den letzteren hat man von jeher die Existenz eines unpaaren Condylus occipitalis als charakteristisch betont, allein, wie Gaupp sehr richtig bemerkt, lässt sich jene Verbindung in vier Verbindungen zerlegen, nämlich in zwei laterale und zwei dorsoventral übereinander befindliche mediane. Von den beiden letzteren wird die dorsale hergestellt durch den Zahn des Epistropheus und das Ligamentum apicis dentis (= chordale, oder axiale Verbindung). Die ventrale mediane Verbindung geschieht zwischen dem ventralen Umfang der occipitalen Basalplatte und dem ventralen Atlasbogen. Die lateralen Verbindungsstellen sind von dieser medianen, ventralen Stelle deutlich abgesetzt, so dass eine Dreiteilung des Condylus mehr oder weniger deutlich hervortritt.

Dies musste zuvor genau erörtert werden, um ein Verständnis der bei den Säugetieren herrschenden Verhältnisse anzubahnen. Bei den Mammalia kommt es nämlich zu ausschliesslicher Ausbildung jener lateralen Artikulationen neben der oben als „axial" bezeichneten Verbindung. Allein die Möglichkeit, die occipito-vertebrale Verbindung bei Sauropsiden und Säugern von gemeinsamen Ausgangsformen abzuleiten, liegt zweifellos vor und wird durch den bedeutsamen Fund E. Fischer's am Primordialschädel von Maulwurfsembryonen noch näher gerückt. Hier handelt es sich um die (allerdings in der Säugetierreihe bis jetzt einzig dastehende) Tatsache einer unpaaren Verbindung zwischen Wirbelsäule und Hinterhaupt, also um den monokondylen Typus. Mit anderen Worten: die ventrale Spange sowie die Seitenteile des Atlas stehen hier mit den Seitenteilen der Occipitalregion und dem hintersten Teile der Basalplatte unter Bildung einer kontinuierlichen Gelenkhöhle miteinander in Verbindung.

Allein abgesehen von dieser Tatsache, auf Grund deren die Verschiedenheit des Atlanto-Occipitalgelenkes bei Sauropsiden und Säugern nicht mehr als eine allzutief greifende erscheinen kann, liegt es auch nahe, mit Rücksicht auf die übereinstimmende kaudale Ausdehnung

Digitized by Google

des Amnioten-Schädels, den Sauropsiden-Säuger-Schädel dem Amphibienschädel gegenüberzustellen.

Aus dem Vorstehenden geht schon hervor, dass man, wie bei Amnioten überhaupt, so auch bei Säugern in der Occipitalgegend die bekannten Teile (vergl. die Reptilien) unterscheiden kann; allein zu dem knorpelig präformierten Supraoccipitale, d. h. zu dem hier im Fortschritt begriffenen Tectum synoticum kann sich noch das paarige Interparietale, das auf häutiger Grundlage entsteht, beigesellen,

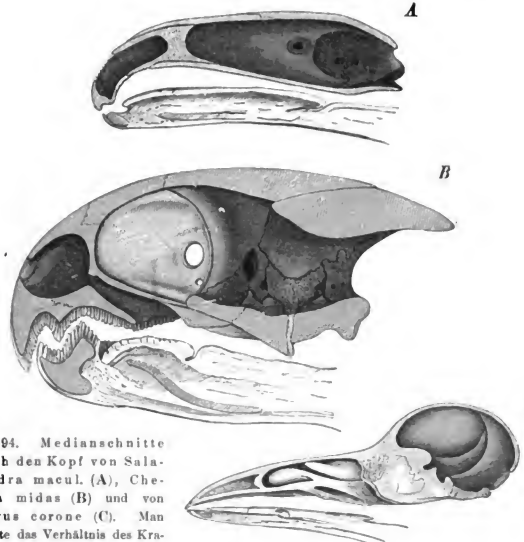


Fig. 94. Medianschnitte durch den Kopf von Salamandra macul. (A), Chelonia midas (B) und von Corvus corone (C). Man beachte das Verhältnis des Kraniums zur Nasenhöhle.

doch kann es auch mit den Parietalia verschmelzen, oder getrennt persistieren. Die Partes laterales des Occipitale entsenden bei vielen Säugern nach abwärts die sogen. Processus paramastoidei, und auch im Bereich des Basisphenoids entwickeln sich absteigende Fortsätze, die sogen. Processus pterygoidei. Bei Echidna lässt sich, wie E. Gaupp gezeigt hat, deutlich nachweisen, dass das Os pterygoideum dem Pterygoid der Reptilien entspricht, ferner dass auch das Parasphenoid sich noch auf die Mammalia fort vererbt und hier durch die sogen. Lamina interna des Processus-pterygoideus repräsentiert wird.

Digitized by Google

Die Scheitelbeine zeigen bei den verschiedenen Säugetiergruppen sehr grosse Verschiedenheiten sowohl nach Grösse als auch nach Lage und Form. Sie können, wie z. B. bei Primaten u. v. a., stattlich ausgebildet, oder nur dürftig entwickelt sein (Insektivoren). Bei Zahnwalen werden sie sogar durch das weit nach vorne bis zum Frontale sich erstreckende Supraoccipitale (verwachsen mit dem Interparietale) gänzlich vom Schädeldach ausgeschlossen, wodurch die Sagittalnaht in Wegfall gerät. Im Gegensatz dazu bildet sich bei vielen Säugern unter dem Einfluss der stark ausgebildeten Kaumuskulatur ein kräftiger Scheitelkamm, und wieder bei anderen kann das Scheitelbein in sagittaler oder in querer Richtung durch eine Sutur gespalten sein.

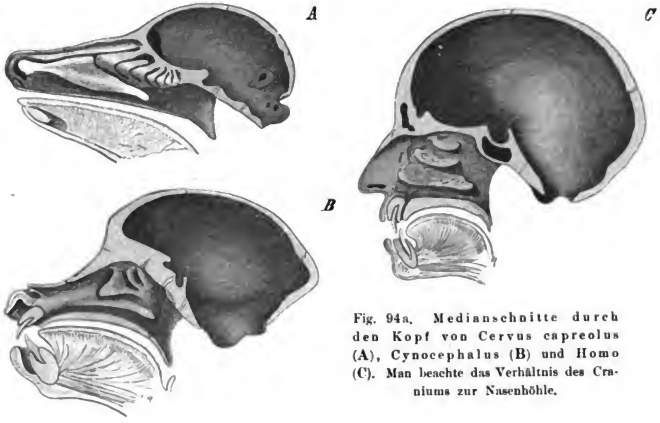


Fig. 94a. Medianschnitte durch den Kopf von Cervus capreolus (A), Cynocephalus (B) und Homo (C). Man beachte das Verhältnis des Craniums zur Nasenhöhle.

Die vielgestaltigen Stirnbeine, welche, wie dies auch, zumal bei Marsupialiern, gewissen Prosimiern, Insektivoren, Mikrochiroptera seitens der benachbarten Schädelknochen der Fall ist, in postembryonaler Zeit miteinander verschmelzen können, laufen von vorne her den Alae orbitales, sowie der Lamina cribrosa entgegen und können sich auf diese Weise sowohl am Aufbau der Schädel —, als der Augenhöhle beteiligen. Häufig sind sie lufthohl, wie überhaupt die Pneumatizität am Schädel der Säuger (Ungulaten z. B.) eine grosse Rolle zu spielen pflegt (vergl. das Kapitel über die Vogellunge).

Das Frontale kann Hörner und Geweihe tragen, die als Waffen dienen und auch beim sexuellen Kampf des Männchens um das Weibchen eine hervorragende Rolle spielen. Hörner kommen denjenigen Säugern zu, welche man als Cavicornia bezeichnet,

Digitized by Google

(Bovinae, Antilopinae, Caprinae, Ovinae). Bei diesen entsteht um die von den Stirnbeinen auswachsenden Knochenzapfen („Stirnzapfen") eine verhornende Epidermis-Schicht[1]). Bei den Geweihträgern (Cervidae)[2]) dagegen bildet sich in engstem Konnex

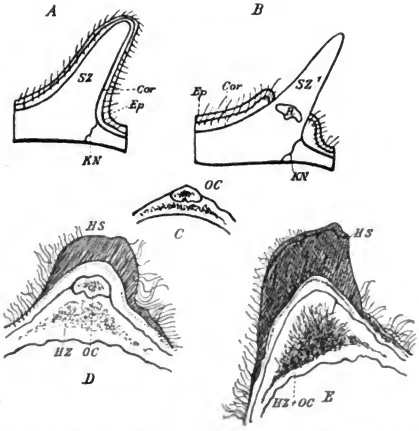


Fig. 95. Geweih (A, B) und Hörnerbildung (C, D, E) nach M. Weber. Alle Figuren stellen nur die ersten Entwickelungsstadien dar. *Cor* Korium, *Ep* Epidermis, *HS* Hornscheide, *HZ* Hornzapfen, d. h. der vom Os frontale ausgehende Stirnzapfen, welchem das sogenannte Os cornu (*OC*) wie eine Epiphyse aufsitzt. Letzteres ist der „Stange", der unterliegende Stirnzapfen dem „Rosenstock" des Cerviden-Geweihes vergleichbar. In Fig. E sind Stirnzapfen und Os cornu bereits verschmolzen (*HZ* + *OC*), *R* Resorptionszone (Stelle des Abwurfs), *SZ* Apophyse des Stirnbeins, noch vom Integument überkleidet, *SZ*[1] Nackte Stange.

mit dem Geschlechtsleben und unter exzessiver Beteiligung der Gefässe des Koriums ein Hautknochen, welcher als Stirnzapfen („Rosenstock") dem Os frontale aufsitzt und sich von der kranzförmig ver-

[1]) Überhaupt ist bei allen Hörner- und Geweihbildungen der innige Konnex derselben mit dem Integument, welches stets als der primäre Ausgangspunkt zu betrachten ist, wohl im Auge zu behalten.

[2]) Das Geweih ist mit Ausnahme des Renntiers auf das männliche Geschlecht beschränkt. Auch bei den Cavicorniern gibt es hörnerlose Weibchen (Tragelaphus, Neotragus u. a.).

Das Erstlingsgeweih des I. Lebensjahres (Hirsch) ist auch zu der Zeit, wo es bereits zur „Stange" auswächst, noch von der behaarten Kopfhaut überzogen. Letztere geht aber allmählich durch Obliteration der Gefässe, Eintrocknung und mechanische Abstreifung (sog. „Fegen" an Baumstämmen) verloren, wodurch sich die blossgelegte Stange als braunes Knochenstück vom Rosenstock deutlich absetzt. Dieses denkbar einfachste Geweih (einzackig) heisst Spiess und ist zugleich auch phylogenetisch als die älteste Geweihform zu betrachten.

Digitized by Google

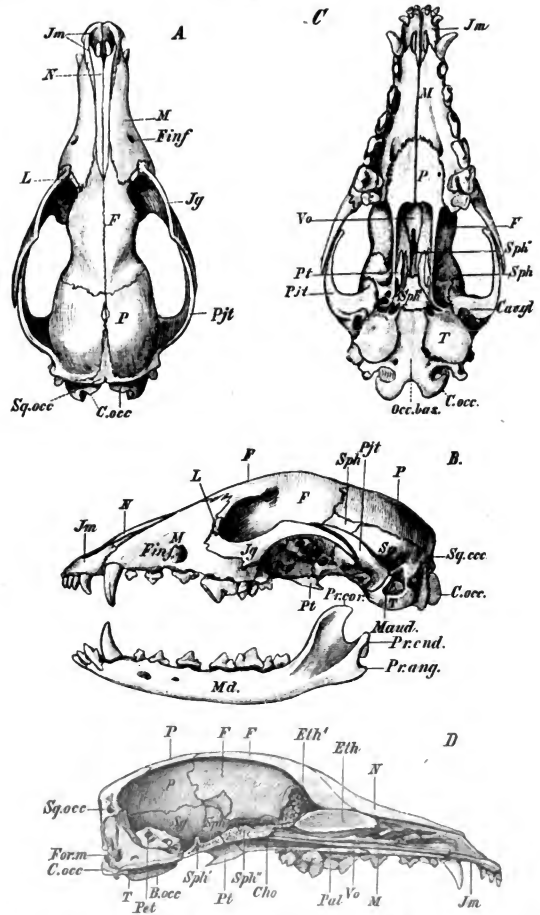


Fig. 96. Kopfskelett vom Windhund. **A** von oben, **B** von der Seite, **C** von unten, **D** im Medianschnitt von der Schädelhöhle aus gesehen. *B occ* Basioccipitale, *Car gl* Cavitas glenoidalis für den Unterkiefer, *Cho* Choanen, *C. occ* Condyli occipitales (Occipitale

Digitized by Google

laterale), *Eth* Lamina perpendicularis ossis ethmoidei, *Eth*^{1} Lamina cribrosa ossis ethmoidei, *For. m* Foramen occipitale magnum, *Jg* Jugale, *Jm* Os intermaxillare s. praemaxillare, *L* Lacrimale mit dem Canalis lacrimalis, *M* Maxillare mit dem Foramen infraorbitale (Fünf), *Maud* Meatus auditorius externus, *N* Os nasale, *P* Parietale, *Pal* Palatinum, *Pet* Petrosum, *Pjt* Processus jugalis ossis temporis, *Pr. ang, Pr. cond, Pr. cor* Processus angularis, condyloideus und coronoideus des Unterkiefers, *Pt* Pterygoid, *Sph* Alisphenoid, *Sph*^{1} Basisphenoid, *Sph*^{2} Praesphenoid, *Sq* Squama temporis, *Sq. occ* Squama ossis occipitis (Supraoccipitale), *T* Tympanicum, *Vo* Vomer.

dickten Basis desselben („Rose") in regelmässig periodischem Wechsel ablöst, um unter Bildung einer Resorptionszone immer wieder abgeworfen und von der im Bereich der Rose befindlichen Regenerationszone aus erneuert zu werden.

Anfangs nur von geringer Grösse, gewinnt das Geweih mit den Jahren durch Zunahme der Endenzahl immer mehr an Umfang.

In Anpassung an die für die Säuger charakteristische hohe Ausbildung des Geruchorganes zeigt der ethmoidale Schädelabschnitt eine ganz besondere, auf die Umschliessung des Cavum nasale gerichtete Entwickelung. Das Ethmoid entsteht aus dem vorderen Teil des knorpeligen Primordialkraniums, das sich als knorpelige Nasenkapsel nach vorne fortsetzt und durch ein Septum cartilagineum s. Mesethmoid in eine rechte und linke Höhle zerlegt wird. Das diese Knorpelkapsel von der Schädelhöhle trennende, in der Fortsetzung des Praesphenoids liegende Schlussstück wird, wie bereits erwähnt, als Siebbeinplatte s. Lamina cribrosa bezeichnet.

Ihre Lage ist bald eine mehr oder weniger geneigte bis senkrechte, bald eine horizontale (Echidna, Elephas, Sus, Primaten) eine Verschiedenheit, die, wie ebenfalls bereits näher erörtert wurde, auf eine stärkere, das Geruchsorgan überdeckende Entfaltung des Gehirns, bezw. der Lobi olfactorii zurückzuführen ist.

Das hintere Stück des Mesethmoid (Septum cartilagineum) verknöchert als Lamina perpendicularis, und indem ventralwärts davon der Vomer als Belegknochen des Septum cartilagineum entsteht, ist dadurch das Septum osseum nasi gebildet, welches nach vorne zu in das unverknöchert bleibende Septum cartilagineum übergeht.

Nach vorne, bezw. lateralwärts von der knorpeligen Nasenkapsel, entstehen als Belegknochen die vielgestaltigen Nasalia, sowie das vom Tränenkanal durchbohrte Lacrimale, zusamt den knöchernen Seitenplatten, die als Lamina papyracea bezeichnet werden. Ferner treten Muschel- und Riechwulstbildungen auf, von welchen beim Geruchsorgan wieder die Rede sein wird. Nur im Bereich der Nasenscheidewand und der gleich näher zu besprechenden äusseren Nase erhalten sich zeitlebens knorpelige Teile, die Alinasal- und Aliseptalknorpel.

Was aber den Säuger-, bezw. Menschenschädel vor allem von den Schädeln der übrigen Vertebraten unterscheidet, das ist die Existenz einer äusseren Nase. Diese beruht nun nicht etwa auf dem oben beschriebenen Knorpelgerüst, denn auch die Amphibien und Reptilien besitzen die Knorpelteile, die beim Menschen die äussere Nase bilden, nur treten sie hier noch nicht vor dem übrigen Schädel vor, sondern bilden einfach den vordersten Teil des knorpeligen Nasenskelettes, der aber von knöchernen Elementen noch ganz

Digitized by Google

überlagert wird. Unter den betreffenden Knochen ist von ganz besonderer Wichtigkeit jener Fortsatz des Zwischenkiefers, der innen vom Nasenloch aufsteigt. (Vergl. Fig. 75, 83, 84.) Dieser Fortsatz fehlt nun bei den Säugern und dem Menschen, und darin darf man, wie dies Gaupp zum erstenmal klar präzisiert hat, sicherlich das wichtigste Moment für das Verständnis der äusseren Nase bei den Säugern und dem Menschen erblicken. Erst nach Wegfall jenes bedeckenden Knochens konnte sich die vordere Kuppel des knorpeligen Nasenskeletts freier entfalten, und konnten sich dann weiterhin unter Muskeleinfluss einzelne Stücke in Form der oben erwähnten selbständigen äusseren Nasenknorpel abspalten.

Die beiden Oberkieferhälften, zwischen die sich von vorne und oben her der Zwischenkiefer, das O. praemaxillare[1]) einkeilt, bilden den Grundstock des Cranium viscerale, bezw. des Gesichtsschädels und beteiligen sich in ausgedehntester Weise an der Umschliessung des Cavum nasale, sowie in sehr verschiedenem Grade am Aufbau der Augenhöhle, welch letztere mit der Schläfengrube in mehr oder weniger weiter Verbindung stehen oder gänzlich von ihr abgeschlossen sein kann. Letzteres gilt z. B. für Einhufer, Wiederkäuer, Primaten u. a., ersteres für Carnivoren, namentlich aber für Nager und Insektivoren, bei welchen der Zusammenfluss der Fossa orbitalis und temporalis ein vollständiger ist. Diese Verschiedenheiten beruhen darauf, dass das O. jugale s. zygomaticum sich nicht nur mit einem Fortsatz des Squamosum, sondern auch mit dem Stirnbein verbinden kann.

Durch die Verbindung mit dem Squamosum wird ein Jochbogen formiert, welcher, wenn man die Verhältnisse bei Reptilien (s. diese) zugrunde legt, als ein oberer zu bezeichnen ist. Ein Quadrato-Jugale ist bei den Säugern nicht nachzuweisen.

Was endlich das Cavum oris betrifft, so wird sein Dach, abgesehen vom Prämaxillare, durch horizontale Fortsätze des Oberkiefers (Processus palatini) gebildet. Diese, zusamt den Horizontalspangen des O. palatinum schliessen sich in der Mittellinie zusammen, und dadurch wird jene früher schon erwähnte Trennung zwischen Nasen- und Mundhöhle gebildet, welche man als Palatum durum oder als „sekundären Gaumen" bezeichnet[2]).

Fasst man den Säugetierschädel bei den verschiedenen Gruppen als Ganzes ins Auge, so zeigt er eine ausserordentlich verschiedene

---

[1]) Bei den Sirenen, und zwar am auffälligsten bei Halicore bilden die (getrennt bleibenden) Intermaxillaria einen weit vorspringenden, schräg nach unten sich abdachenden Schnabel, welcher beim Männchen die Stosszähne trägt und an seiner rauhen Mundfläche einen Hornüberzug besitzt. Durch die bedeutenden, die Orbitalfortsätze des Frontale erreichenden Nasenfortsätze des Zwischenkiefers werden die Nasalia rudimentär (Manatus) oder ganz verdrängt (Halicore).

Der mit dem Zwischenkiefer korrespondierende symphyseale Teil des Unterkiefers ist ebenfalls mit einer Hornplatte bedeckt; letztere ist bei Halicore besonders stark entwickelt. Die zahnlose Rhytina verfügte nur über derartige, aus Hornsubstanz gebildete Triturationsplatten.

[2]) In seltenen Fällen (Edentaten, Cetaceen) beteiligen sich am Aufbau des ausserordentlich langgestreckten, harten Gaumens auch noch die Pterygoide, so dass die Choanen sehr weit nach hinten zu liegen kommen.

Bei Echidna kommen die Pterygoide, welche hier ebenso wie die Gaumenbeine zwischen Corpus und Ala temporalis ossis sphenoidalis eingekeilt sind, auch noch beim Aufbau der Schädelbasis in Betracht und sind vom Cavum cranii aus sichtbar.

Digitized by Google

Ausgestaltung. Bald zeigt er sich kurz und gedrungen, bald langgestreckt und namentlich nach vorne gegen den Schnauzenteil zu weit ausspringend, wie dies z. B. für Myrmekophaga und die Cetaceen (Fig. 97) im höchsten Grade gilt. Bei den letzteren sind die Gesichtsknochen so sehr schnabelartig verlängert, dass der Kopf

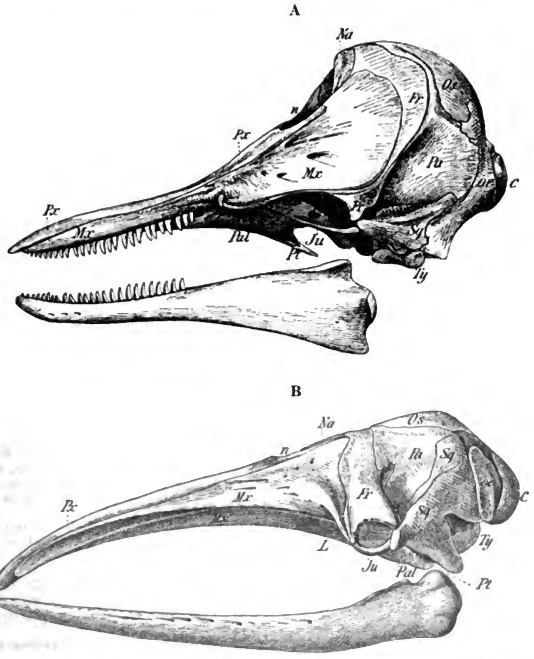


Fig. 97. A Schädel von Delphinus nach Boas (aus M. Weber, Die Säugetiere). B Schädel von Balaena japonica, Fetus. Nach Eschricht (aus M. Weber, Die Säugetiere). *C* Condylus occipitis, *Fr* Frontale, *Ju* Jugale, *L* Lacrimale, *Mx* Maxillare, *n* Nasenloch, *Na* Nasale, *Oc* Exoccipitale, *Os* Supraoccipitale, *Pa* Parietale, *Pal* Palatinum, *Pt* Pterygoid, *Px* Intermaxillare, *Sq* Squamosum, *Ty* Tympanicum und Bulla tympanica.

bei Balaena ein Drittel der Körperlänge erreicht. Dabei sind die Nasenlöcher sehr weit nach hinten gerückt, kurz, es handelt sich um eine ganze Menge sekundärer Veränderungen, von welchen ich nur noch den langen Unterkiefer erwähnen will, der infolge des Rück-

Digitized by Google

ganges des Kaugeschäftes durchweg die Spuren der Rückbildung aufweist.

Was nun die Genese des Unterkiefers anbelangt, so differenziert sich das proximale Ende des Meckel'schen Knorpels in embryonaler Zeit in zwei Stücke, welche ins Innere des Schläfenbeins, d. h. in die von der Pars petrosa desselben umschlossene Paukenhöhle (Cavum tympani)[1]) zu liegen kommen und als Amboss (Incus) und Hammer (Malleus) unterschieden werden. Auf dem übrig bleibenden, weitaus grösseren Rest des Meckel'schen Knorpels bildet sich als Belegknochen das Dentale, wobei der unterliegende Knorpel (unter teilweiser eigener Verknöcherung) allmählich schwindet. So entsteht die knöcherne Mandibula, deren sekundär mit der Pars squamosa Ossis temporis gewonnene Gelenkverbindung derjenigen der unter den Säugern stehenden Wirbeltiere nicht homolog sein kann. Bei letzteren bleiben ja bekanntlich jene beiden Differenzierungsprodukte am proximalen Ende der Cartilago Meckelii aussen am Schädel liegen und dienen als Suspensorialapparat des Unterkiefers[2]). Dabei entspricht das Quadratum dem Inkus, das Artikulare dem Malleus. Diese beiden Skelettstücke gehen nun bei den Säugetieren einen Funktionswechsel ein: sie formieren zusammen mit einem dritten Stück, dem Steigbügel oder Stapes,[3]) eine gegliederte Knochenkette, welche zwischen Trommelfell einer- und der Fenestra ovalis andererseits durch das Cavum tympani hindurchgespannt ist, und welche die Vibrationen des Trommelfells auf das innere Ohr überträgt. Von diesen sogen. Ossicula auditus liegt der Hammer dem Trommelfell an, während der Stapes mit seiner Platte in das ovale Fenster eingelassen ist (Fig. 98, 99)[4]).

---

[1]) Inwieweit man berechtigt ist, die Paukenhöhle mit dem Spritzloch der Selachier zu homologisieren, steht noch dahin, und auch die Frage, ob und inwieweit eine Homologie der Paukenhöhle bei Amphibien, Sauropsiden und Mammalia besteht, harrt noch ihrer Lösung (vergl. L. Drüner). Dasselbe gilt auch für das Trommelfell, da auch hier bei beiden verschiedenen Hauptgruppen der Vertebraten ein verschiedener Entwickelungsmodus besteht.

[2]) Während es sich also bei Säugern um eine Articulatio squamoso-mandibularis handelt, besteht bei den übrigen Vertebraten eine Articulatio quadrato-articularis. Über die Entwickelung des Kiefergelenks vergl. auch K. Kjellberg und C. Emery.

[3]) Die Durchbohrung des Stapes-Bügels beruht auf einer Arterie, welche bei gewissen Säugern (Igel, Maulwurf) das ganze Leben persistieren kann. Ähnliches findet sich bereits bei Gymnophionen. Bei vielen Säugern, wie auch beim Menschen, tritt jenes Gefäss vorübergehend in der Genese auf.

[4]) Während man in die morphologische Bedeutung von Hammer und Amboss einen durchaus klaren Einblick besitzt, herrschen über die Beziehungen des Stapes der Säugetiere zu denjenigen der Amphibien und namentlich der Sauropsiden (Kolumella) noch manche Unklarheiten. So ist offenbar die Sauropsiden-Kolumella um ein neu hinzugekommenes, vom Hyoidbogen abgegliedertes (äusseres) Stück länger als die Amphibien-Kolumella, und dies ist sehr bemerkenswert, da auch schon bei manchen Urodelen genau von der Stelle des Quadratums, an die sich die Kolumella anlegt, eine Bandverbindung zum Hyoidbogen geht. Aus jener Auffassung des äusseren Abschnittes der Sauropsiden-Kolumella, als eines Abgliederungsproduktes vom Hyoidbogen, ergibt sich auch das Verständnis für die ganz verschiedene Verlaufsweise der Chorda tympani bei Amphibien und Sauriern. Bei letzteren ist sie nämlich (vergl. die Hirnnerven) bereits in die Paukenhöhle gelangt, zu welch letzterer der ihr homologe R. mandibularis internus der Amphibien keine Beziehungen hat. — Als weiteres wichtiges Moment kommt bei Sauropsiden noch das Vorhandensein eines vom N. facialis versorgten Mus-

Digitized by Google

Bei den Säugern sind die Zähne auf Ober-, Zwischen- und Unterkiefer, bei welch letzterem auch hier wieder ein Dentale den Hauptanteil bildet, beschränkt. Sie unterliegen, wie dies später weiter

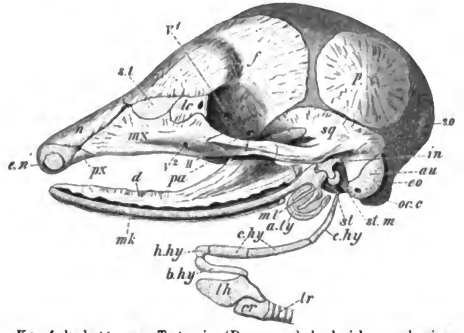


Fig. 98. Kopfskelett von Tatusia (Dasypus) hybrida, nach einem Präparat von W. K. Parker. Die knorpeligen Partien sind punktiert. *a.ty* Annulus tympanicus, *au* Gehörkapsel, *b.hy* Basihyale von der Kante dargestellt, *c.hy* Keratohyale, *cr* Cartilago cricoidea, *d* Dentale, *e.hy* Epihyale, *e.n* Apertura nasalis externa, *eo* Exoccipitale, *f* Frontale, *h.hy* Hypohyale, *i* Jugale, *in* Inkus, *lc* Lacrimale, *mk* Cartilago Meckelii, *ml* Malleus, *mx* Maxillare, *n* Nasale, *oc.c* Condylus occipitalis, *p* Parietale, *pa* Palatinum, *px* Praemaxillare, *s.o* Supraoccipitale, *sq* Squamosum, *s.t* knorpeliges Nasenskelett (Gegend der oberen Muschel) *st* Stapes, *st.m* Musculus stapedius, *th* Cartilago thyreoidea, *tr* Trachea, V^1, V^2 erster und zweiter Ast des N. trigeminus, *II* Öffnung für den Austritt des N. opticus.

ausgeführt werden soll, nach Zahl, Form und Grösse starken Differenzen, und ich will hier nur noch betonen, dass das Gebiss im

---

culus stapedius hinzu, welcher eben jenes neue tympanale, d. h. mit dem Trommelfell sich verbindende Element der Kolumella zur Insertion benützt (bei Säugern bestehen andere Insertionsverhältnisse), und welcher bei den Amphibien noch fehlt, resp. in dieser Verwendung noch nicht vorhanden ist. Und wieder aus dem Verlauf der Chorda tympani ergibt sich, dass nicht die ganze Sauropsiden-Kolumella, sondern nur ihr mediales Stück für einen Vergleich mit dem Stapes der Säugetiere in Betracht kommen kann. Damit schliessen sich die Zustände bei den Säugern in gewissem Sinne enger an die bei Amphibien an, wo bereits die Verbindung der Kolumella mit dem Quadratum (Inkus der S.) besteht. Andererseits aber zeigt das Verhalten des dorsalen Abschnittes des Hyoidbogens und der von diesem gesuchte Anschluss an der Ohrkapsel bei Säugern wieder viel mehr Übereinstimmung mit den Sauropsiden-Zuständen, zumal in embryonaler Zeit. Die Frage, wo das mit dem Trommelfell sich verbindende (äussere) Stück der Sauropsiden-Kolumella bei Säugern verblieben ist, muss dahin beantwortet werden, dass der hierbei in Betracht kommende Teil des Zungenbeinbogens mit der Ohrkapsel verschmilzt. Von diesem Gesichtspunkt aus erklärt sich auch der Verlauf der Chorda tympani bei Sauropsiden und Säugern.

Wenn sich nun aber auch nach den bisherigen ontogenetischen Ergebnissen bei Amphibien die Kolumella nicht als ein Abgliederungsprodukt des Zungenbeinbogens bezeichnen lässt, so wird man gleichwohl nicht jede Homologie des Stapes der Säuger mit dem Stapes der Sauropsiden, sowie mit der Kolumella der Amphibien, angesichts der vielen Vergleichungspunkte, die für diese Homologie sprechen, in Abrede stellen dürfen. Und in letzter Instanz wird man dann auch den Vergleich des Stapes mit der Hyomandibula der Fische noch nicht ohne weiteres als unmöglich zu bezeichnen haben (Gaupp).

Digitized by Google

Verein mit der Kiefermuskulatur nicht nur auf das Kieferskelett, und hier, in Anpassung an die verschiedene Bewegungsart, auf die Form des Gelenkkopfes und der Gelenkgrube, sondern indirekt auch auf das Verhalten des Kopfskeletts überhaupt von plastischem Einfluss ist.

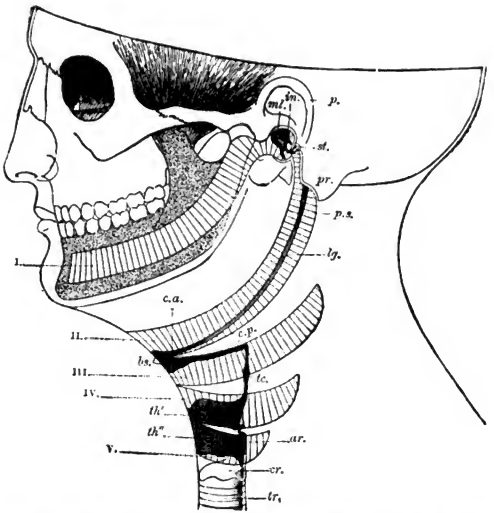


Fig. 99. Derivate der Branchialbogen beim Menschen. Schema. *I—V* erster bis fünfter primordialer Kiemenbogen. Aus dem I. Bogen, welcher dem sog. Meckel'schen Knorpel entspricht, gehen proximalwärts die zwei Gehörknöchelchen, Hammer und Amboss (*ml.* und *in.*) hervor. Man sieht dieselben in natürlicher Lage, nach Abtragung des Trommelfells. *p.* Ohrmuschel, *st.* Steigbügel, *pr.* Processus mastoideus. Aus dem II. primordialen Kiemenbogen („Zungenbein-" oder „Hyoidbogen") gehen hervor: proximalwärts der Processus styloideus (*p. s.*), distalwärts die kleinen Zungenbeinhörner (*c. a.*) und ein Teil der Copula (*bs.*), d. h. des Zungenbeinkörpers. Der weitaus grösste Abschnitt wird zum Ligamentum stylo-hyoideum (*lg*). Aus dem III. Bogen gehen hervor: der grössere Teil des Zungenbeinkörpers (*bs.*) und das grosse Horn des Zungenbeins (*c. p.*). Die Cartilago triticea (*tc.*) und die grossen Hörner des Schildknorpels stellen einen Rest der einstigen Verbindung des Hyoid- und Thyreoid-Apparates dar. Aus dem IV. Bogen geht der obere Abschnitt (*th'*) der Cartilago thyreoidea, und aus dem V. Bogen endlich der untere Abschnitt (*th''*) des ebengenannten Knorpels hervor. Wahrscheinlich verdanken dem V. Bogen auch die Aryknorpel (*ar.*) ihre Entstehung. *cr.* Cartilago cricoidea, *tr.* Trachea.

Bei vielen Säugetieren bleiben die beiden Unterkieferhälften, an denen man jederzeit als Hauptstück den Körper, einen Processus condyloideus, coronoideus und eventuell (Marsupialia, Rodentia, Insectivora) einen noch hinten unten liegenden Processus angu-

Digitized by Google

laris unterscheiden kann, vorne getrennt, bei anderen verwachsen sie miteinander. Letzteres gilt z. B. für Fledermäuse, Einhufer und Primaten.

Die Frage, welche morphologische Bedeutung dem medianwärts zwischen beiden Unterkiefern auftretenden, in der Ontogenese, z. B. beim Menschen, gut ausgeprägten Os mentale, bezw. den Ossa mentalia, zukommt, ist noch nicht sicher zu beantworten.

Der Hyoidbogen verbindet sich proximalwärts mit dem Boden der Ohrkapsel und distalwärts mit dem dritten Viszeral- oder Kiemenbogen. Die dazwischen liegende Strecke, anfangs knorpelig, kann ganz oder teilweise verknöchern, wird aber meistens fibrös oder ganz rudimentär. Das proximale Ende wird zum Processus styloideus des Felsenbeins, das distale zu den kleinen Hörnern des Zungenbeins. Letzteres baut sich im übrigen aus einem Mittelstück (Corpus s. Copula) und den nach hinten davon abgehenden, sogen. grossen Hörnern auf. Das Mittelstück ist also als ein Basi-branchiale des II. und III. Bogens aufzufassen, während die grossen Hörner dem dritten Branchialbogen entsprechen. Der ganze, so gestaltete Zungenbeinapparat tritt durch eine Membran (Ligament. thyreo-hyoideum) in Verbindung mit dem oberen Rande des Kehlkopfes, dessen Schildknorpel im Blastem des IV. und V. Viszeralbogens entsteht (Fig. 99).

Ich will dieses Kapitel nicht schliessen, ohne noch der Dolicho-, Meso- und Brachycephalie gedacht zu haben. Längst spielt die Lehre von der verschiedenen Form des Schädels bekanntlich in der Anthropologie eine grosse Rolle, allein erst in allerneuester Zeit hat man begonnen, auch die Schädel der übrigen Säugetiere von jenem Gesichtspunkt aus zu betrachten und sich die Frage über das eigentliche Wesen und die Bedeutung der betreffenden Formverschiedenheiten vorzulegen. Da muss nun gleich betont werden, dass die bis jetzt erreichten Resultate noch keine befriedigenden sind und dass die Lehre noch eines weiteren Ausbaues bedarf.

Eines lässt sich aber doch jetzt schon behaupten, nämlich das, dass dabei die Gesetze der Korrelation, d. h. also das Verhältnis der Schädelform zum Rumpf, zur Entwickelung (Länge, Kürze) der Extremitäten, zur Stellung und Form der Zähne, zu Rüssel-, Horn- und Geweihbildungen von hoher Bedeutung sind (vergl. H. F. Osborn).

Rückblick.

Es lässt sich erweisen, dass der hintere Abschnitt des Kopfskeletts infolge von Anpassungsverhältnissen als eine Differenzierung des vorderen Rumpfabschnittes, bezw. des Achsenskeletts aufzufassen ist, während dies für den Vorderkopf zum mindesten noch nicht bewiesen ist. Als Repräsentant dieses ungegliederten Zustandes wird das Kopfskelett der Cyklostomen angesehen. Diesem haben sich dann bei den übrigen Wirbeltieren vertebrale Elemente in wechselnder Zahl angeschlossen, doch lässt sich die hierbei in Betracht kommende Zahl bis dato noch nicht mit Bestimmtheit angeben.

Digitized by Google

Jedenfalls darf man, abgesehen von der Occipitalgegend, nicht mehr erwarten, dass es bei rezenten Vertebraten noch zu einer Gliederung des Kopfskelettes im Sinne der Wirbelsäule kommt, und bei einiger Überlegung wird man dies auch sehr begreiflich finden.

Vor allem muss ja ein festes und sicheres Gehäuse für die Einlagerung des Gehirnes und für die Unterbringung der Sinnesorgane in Höhlen und Buchten geschaffen werden; aus diesem Grunde wird es auch verständlich, dass die in den Kopfsomiten ursprünglich mitenthaltenen Muskelanlagen (Myomeren) später ganz oder teilweise wieder zum Schwunde gebracht, oder funktionelle Änderungen eingehen. Aber nicht allein Myomeren gehen zugrunde, sondern es kommt auch häufig genug zur Verschmelzung ganzer Metameren und dadurch zur Verwischung der ursprünglichen Verhältnisse. Gehirn und Sinnesorgane sind aber auch von allergrösster Bedeutung für die Formation des Kopfskelettes, ja letzteres steht so sehr unter ihrem plastischen Einfluss, dass man, zumal bei niederen Vertebraten, wo die betreffenden Sinneskapseln in der äusseren Architektur des Schädels noch viel mehr hervortreten, geradezu eine Riech-, Augen und Hör-Region am Schädel unterscheiden kann.

Das Kopfskelett zerfällt in je einen grossen dorsalen und ventralen Abschnitt; ersterer ist das Cranium cerebrale oder das Neurocranium, letzterer das Cranium viscerale oder Splanchnocranium. Das Neurokranium kann wieder in einen kaudalen oder chordalen und einen rostralen oder prächordalen Abschnitt zerfallen.

Während das Neurocranium zur Aufnahme des Gehirnes, des Riech-, Seh- und Gehörorganes dient, steht das aus einer Anzahl von Spangen oder Bogen bestehende Splanchnokranium bei wasserlebenden Tieren zum grössten Teil im Dienste des Respirationsgeschäftes, d. h. fungiert als Kiementräger. Der vorderste Viszeralbogen beteiligt sich in der ganzen Vertebratenreihe als Kieferbogen an der Umschliessung der Mundhöhle und kann sich, unter Abgliederung, mit einem Abschnitt des zweiten Bogens zugleich auch zu einem Aufhängeapparat des Unterkiefers gestalten.

Andererseits aber stellt das proximale Ende des I. und II. Viszeralbogens auch das Bildungsmaterial für die Ossicula auditus dar, während durch einen weiteren Funktionswechsel bei höheren Formen aus dem II. bis V. Bogen zugleich auch das Hyo-Laryngeal-Skelett hervorgeht.

Das primordiale Chondrocranium spielt bei Anamnia eine ungleich grössere Rolle als bei Amnioten, allwo es mehr oder weniger starke Reduktionen erfährt, während andererseits die ausserordentlich vielseitige knöcherne Ausgestaltung des Schädels eine um so grössere Rolle spielt. Das knorpelige, bezw. knöcherne Schädelrohr kann sich unverengt interorbital nach vorne bis an die Riechkapsel fortsetzen und so zur Einlagerung des Gehirnes dienen (Selachier, Amphibien u. a.), oder es kommt an der betreffenden Stelle zur Einschnürung und dadurch zur Bildung eines knorpelig-häutigen Septum interorbitale (Saurier, Vögel und Säuger), so dass dann in diesem Falle eine Verlagerung des sich mehr im Höhen- und Breitendurchmesser ausdehnenden Gehirnes nach hinten und seitlich erfolgt.

Was den Ossifikationsprozess anbelangt, so sind, wie überall, so auch am Schädel, die Dermal- oder Hautknochen als die phylo-

Digitized by Google

genetisch ältesten zu betrachten; eine Verknöcherung des Knorpels erfolgt erst später, d. h. sekundär, und zwar nach doppeltem, nämlich nach peri- und endochrondalem Modus. Ersterer ist der ursprünglichere und ältere.

Während der Amphioxus und die Cyklostomen in ihrer Sonderstellung zu Schlussfolgerungen auf die Schädelarchitektur höherer Formen nicht geeignet erscheinen, so steht man bei Selachiern auf einem gesicherteren Ausgangspunkt, insofern in ihrem Kopfskelett auch dasjenige der Amphibien in seinen Grundlinien gleichsam schon vorgezeichnet erscheint. Andererseits fällt es nicht schwer, den Teleostierschädel auf denjenigen der Knochenganoiden zurückzuführen.

Was den Sauropsidenschädel betrifft, so lassen sich an ihm trotz vieler und bedeutsamer Unterschiede vom Amphibienschädel doch die Grundzüge des letzteren wieder nachweisen. Dies gilt vor allem für den Saurierschädel, obgleich auch hier ein direkter Anschluss an das Kopfskelett der rezenten Amphibien nicht möglich erscheint. Dieselbe Erfahrung macht man auch bei einem Versuch, den Schädel der Säugetiere an denjenigen einer rezenten Reptiliengruppe anschliessen zu wollen. Immerhin aber bestehen gewichtige Gründe, welche dafür sprechen, für die Säuger als Ausgangspunkt reptilienartige Vorfahren anzunehmen.

Die bei Amphibien noch rein horizontal verlaufende cerebronasale Achse erfährt bei höheren Formen eine Art von Knickung, so dass das Cavum nasale immer weiter nach abwärts und schliesslich zum Teil unter das Cavum cranii zu liegen kommt. Zugleich bahnt sich ein neues, sekundäres Mundhöhlendach („sekundärer Gaumen") an, während bei niederen Formen das Cavum orale dorsalwärts noch direkt von der Schädelbasis („primärer Gaumen") begrenzt wird.

Die schon bei Vögeln mehr in die Breite gehende Entfaltung des Gehirnes macht sich bei Säugern noch mehr geltend, und die Folge davon ist, dass die bei Reptilien noch steil aufgerichteten Vorder-, Seiten- und Hinterwände der Schädelkapsel umgelegt und so zur Verbreiterung des Schädelgrundes mit beigezogen werden. Dazu kommt, dass gewisse Skelettelemente, die bei niederen Formen noch aussen am Schädel liegen, bei den Säugern zur Umschliessung des Cavum cranii mit verwendet und als weitere Bausteine der Schädelkapsel s. s. einverleibt werden. Selbstverständlich spielen sich dabei wichtige Umbildungsprozesse, beziehungsweise auch Neubildungen ab, so dass es oft nur schwer gelingt, in alle Verhältnisse, wie namentlich in die verknüpfenden Zwischenglieder, einen befriedigenden Einblick zu erhalten.

Das primordiale Splanchnocranium (Viszeralskelett) erfährt in Anpassung an die veränderten Lebensbedingungen von den Amphibien an eine immer weiter gehende Reduktion, wird seiner ursprünglichen branchialen Bedeutung mehr und mehr entfremdet und geht Hand in Hand mit dem sich stetig vervollkommnenden Gehör- und Stimmapparat einen bemerkenswerten Funktionswechsel ein. Im Gegensatz dazu kommt das zerebrale Cranium unter dem Einfluss des mächtig sich entfaltenden Gehirnes zu immer stärkerer Entwickelung und spielt, zumal bei den höchsten Formen, dem hier zum „Gesichtsschädel" werdenden Viszeralskelett gegenüber die Hauptrolle.

Digitized by Google

6. Gliedmassen.

Neben der Frage nach der Urgeschichte des Wirbeltierkopfes ist es diejenige nach der Herkunft und morphologischen Bedeutung der Extremitäten, welche seit einer Reihe von Jahren im Vordergrund morphologischer Forschung gestanden und deshalb eine sehr bedeutende Literatur zutage gefördert hat. Ihre Beantwortung war eine sehr verschiedene. Bald erhoffte man die Lösung des Problems von der vergleichend-anatomischen und paläontologischen, bald von der entwickelungsgeschichtlichen Seite, und nicht selten griff man zu kühnen Hypothesen, wo natürliche Hilfsmittel zu versagen schienen. Trotz alledem ist bis heute noch keine Einigung erzielt, und ich muss mich auf eine kurze Skizzierung der wesentlichsten Resultate beschränken.

Man kann die in erster Linie im Dienst der Fortbewegung stehenden Gliedmassen dem Achsenskelett als Anhangs- oder Appendikular-Organe gegenüberstellen und sie in zwei Gruppen, in unpaare und paarige Gliedmassen einteilen. Beide haben in ihrer Anlage mit dem Achsenskelett nichts zu schaffen, sondern entstehen unabhängig von ihm.

a) Unpaare Gliedmassen.

Die unpaaren Flossen, wie sie in reicher Entfaltung bei Fischen und Dipnoërn vorkommen, entstehen in Form einer medianen, dorsalen und ventralen Hautfalte, welche beide um das Schwanzende herum miteinander zusammenhängen, so dass man also eine dorsale, ventrale und kaudale Zone unterscheiden kann. Jene Falten können nun das ganze Leben als kontinuierliche Flossensäume persistieren oder sie gehen an verschiedenen Stellen Rückbildungen ein, während sie an andern zu jenen Organen auswachsen, welche man als Rücken-, Schwanz- und Afterflosse bezeichnet, und welche wesentlich (dies gilt vor allem für die propulsatorische Funktion der Schwanzflosse) im Dienste der Fortbewegung stehen. In ihrem Bereich entwickeln sich Muskel- und Skelettgewebe, welch letzteres sie mit der Wirbelsäule sekundär in Verbindung setzen kann. Diese Verbindung gestaltet sich bei der Schwanzflosse, welche das wichtigste Lokomotionsorgan wasserlebender Tiere darstellt, zu einer besonders innigen.

Die an die Wirbelsäule sich anschliessenden knorpeligen, bezw. knöchernen Skelettstücke werden als Flossenträger bezeichnet. Sie sind meist gegliedert und sitzen in der Regel mehr im basalen Flossenabschnitt, während peripher von ihnen, dicht nebeneinander liegend, Hornfäden eine Stütze für die sich oft stark verbreiternde Flosse abgeben (Zyklostomen, Selachier, Knorpelganoiden, Dipnoër).

Bei Teleostiern und Knochenganoiden treten einheitliche oder abgegliederte Knochenstrahlen an ihre Stelle (vergl. die Schwanzwirbelsäule).

Bildungen, welche an die unpaaren Flossensäume der Fische erinnern, trifft man auch noch bei Amphibien, und zwar entweder

Digitized by Google

zeitlebens (Ichthyoden und manche Salamandrinen) oder nur während der Paarungszeit, oder endlich in der Larvenperiode (Urodelen, Gymnophionen, Anuren). In allen diesen Fällen bestehen sie aus einem kontinuierlichen, namentlich bei Tritonen während der Fortpflanzungszeit stark entwickelten Hautsaum am ventralen und dorsalen Umfang des Schwanzes, der sich auch noch über den ganzen Rücken bis gegen den Kopf in Form eines Kammes verlängern kann. Es muss jedoch als Hauptunterschied von den entsprechenden Gebilden der Fische scharf hervorgehoben werden, dass bei Amphibien nie Skelettelemente in jenen Hautsaum eingehen.

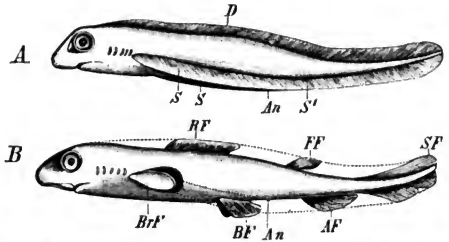


Fig. 100. Schematische Darstellung der Entwickelung der paarigen und unpaaren Flossen. A Die noch kontinuierliche Seiten- und Rückenfalte, *S S*, *D*, *S*^{1} bezeichnet die Stelle, wo die Seitenfalte hinter dem After (*An*) ventralwärts verläuft. B Die definitiven Flossen. *AF* Analflosse, *An* After, *BF* Bauch- oder Beckenflosse, *BrF* Brust-, *FF* Fett-, *RF* Rücken-, *SF* Schwanzflosse.

Der fossile Ichthyosaurus besass eine oder vielleicht mehrere mediane Rückenflossen, die an die betreffenden Verhältnisse der Cetaceen erinnern und die, wie letztere, als sekundäre, in Anpassung an das Wasserleben gemachte Erwerbungen aufzufassen sind. Auch eine mächtige, senkrecht gestellte Schwanzflosse scheint bei Ichthyosaurus vorhanden gewesen zu sein, doch ist man über ihre morphologische Deutung nicht ganz im klaren[1]).

b) Paarige Gliedmassen.

Hinsichtlich der Entstehung der paarigen Gliedmassen stehen sich zwei Auffassungen gegenüber. Nach der einen sollen dieselben aus umgewandelten Kiemenbogen und Kiemenstrahlen hervorgegangen sein, und zwar auf folgende Weise. Die Kiemenbogen selbst wurden zum Schulter- und Beckengürtel, während von den Kiemenstrahlen einer die übrigen an Grösse überholte und für die benachbarten zum Träger wurde. So entstand eine biserale Flossenform, das „Archipterygium", wie es heute noch durch Cera-

[1]) Bezüglich der mannigfaltigen Umbildungen an den Gliedmassen der Fische, die als Schutz-, Stütz-, Haft- und Geh-Apparate, oder auch als Waffen dienen können, verweise ich auf die Arbeiten von O. Thilo und J. Fiebiger.

Digitized by Google

todus repräsentiert wird und in Spuren auch noch bei manchen Selachiern auftritt. (Gegenbaur).

Nach der zweiten, wesentlich auf ontogenetischer Grundlage fussenden Auffassung, welche ich selbst vertrete, liegt der Gedanke nahe, dass die Urvertebraten einst zwei, am Rumpfe fortlaufende Seitenfalten besassen, die den Körper beim Schwimmen im Gleichgewicht hielten, und aus welchen sich später die wesentlich zur Erhaltung des Körper-Gleichgewichtes dienenden Brust- und Bauchflossen der Fische bezw. die vorderen und hinteren Gliedmassen der terrestrischen Wirbeltiere differenzierten.

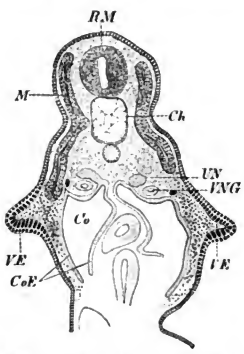


Fig. 101. Querschnitt durch die Brustflossenanlage eines 9 mm langen Embryos von Pristiurus melanostomus. *Ch* Chorda dorsalis, *Co* Cölom, *CoE* Cölomepithel, *M* ventralwärts herabwachsendes Myotom, *RM* Rückenmark, *VE* Anlage der vorderen Extremität. Es handelt sich um eine bilateral symmetrische Hautfalte, welche von dichtem Mesoblastgewebe ausgefüllt wird, und in deren Bereich die Epidermiselemente sich bedeutend vergrössern.

Von jenen Hautfalten, deren Anlage mit einer Wucherung des Mesoderms einsetzt, haben sich nun in der Embryogenese bei den Selachiern noch deutliche Spuren erhalten, und auch bei anderen Fischgruppen, sowie bei Amphibienlarven sind sie noch nachweisbar. Sie ziehen sich, hinter dem Kopf beginnend, unter allmählicher Konvergenz den Rumpfseiten entlang bis in die Aftergegend, allwo sie mit dem ventralen Abschnitt des unpaaren Flossensaumes zusammenfliessen. Während der weiteren Entwickelung sprossen nun aus den Myomeren des Seitenrumpfmuskels in serialer (metamerer) Anordnung Fortsätze in die Seitenfalten ein, welche an denjenigen Stellen, die später zu den Brust- und Bauchflossen auswachsen, immer stärker sich entfalten, während sie an den der Reduktion anheimfallenden Zwischenregionen wieder verschwinden[1]). Dazu gesellen sich eine grössere oder kleinere Summe von einwachsenden Spinalnerven, sowie schliesslich auch noch knorpelige Skelettelemente („Knorpelstrahlen"), welche der Brust- und Bauchflosse, ähnlich wie dies

[1]) Nach H. Braus handelt es sich nicht um eine reine Metamerie der Muskelknospen, da letztere bereits miteinander verschmelzen, bevor sie zu den Skeletteilen der Extremität in Beziehung treten. Auch um die „Metamerie" der Knorpelradien steht es nach Braus misslich, da sie ja durch das primäre ungegliederte Basale, welches als einheitliche Masse bei allen darauf untersuchten Knorpelfischen entsteht, untereinander verbunden werden. D. h. die Radien entstehen in der Ontogenese erst sekundär. — Sind also die Beziehungen, d. h. die topographische Konkordanz, zwischen den Radien und den Muskelanlagen überhaupt primitive oder sind sie erst sekundär zustande gekommen? — Für Spinax niger lässt sich das letztere mit Sicherheit erweisen, und dazu kommt noch, dass ganz zu Anfang metamere Muskelanlagen ohne feste numerische Beziehungen zu den späteren Radienanlagen in die primitiven Extremitäten eintreten, und dass die am Ende der Entwickelung zustande kommende numerische Konkordanz sekundären Charakters ist.

Digitized by Google

von den unpaaren Flossen bereits geschildert wurde, zur Festigung und Stütze dienen. Kurz, der vorderen wie der hinteren Extremität liegt ein metamerischer Bauplan zugrunde.

Die ursprünglich (phylogenetisch) getrennt zu denkenden Knorpelstrahlen flossen im Laufe der Stammesgeschichte mit ihren proximalen Enden zu einer einheitlichen Masse zusammen, welche immer mehr in die Körperwand einwuchs und sich sekundär in ein peripheres und zentrales Stück gliederte. So kam es, unter Herausbildung eines Schulter- und Hüftgelenks, zu der frei vom Körper abstehenden Extremität einer- und zur Bildung eines Schulter- und Beckengürtels andererseits (Fig. 103)[1].

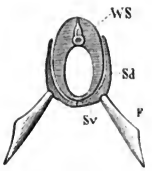


Fig. 102. Schematische Darstellung des Schultergürtels und der Brustflosse. *F* freie Extremität (Brustflosse), *Sd*, *Sv* dorsales und ventrales Stück des Schulterbogens, *WS* Wirbelsäule.

Für die Fortbewegung im Wasser genügte eine zur Anheftung der freien Gliedmasse dienende, kleine, horizontal liegende Spange; sollten sich aber für das terrestrische Leben taugliche Extremitäten entwickeln, wodurch der Körper nicht nur, wie bisher, durch

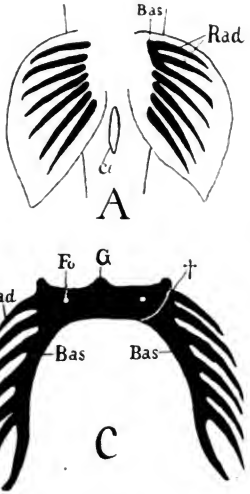


Fig. 103. A, B, C Schematische Darstellung dreier aufeinander folgender phylogenetischer Entwickelungsstufen der paarigen Extremitäten der Selachier. Zugrunde gelegt ist die hintere Extremität. *Rad* primitive Radien, welche in A bei *Bas* zu einem Basalstrahl zu verwachsen beginnen. In B ist dies bei *Bas* beiderseits geschehen, und die proximalen Enden des Basale neigen sich bei * bereits zur Gürtelbildung gegeneinander. In C ist letztere vollendet (bei *G*), und bei † bahnt sich die Abschnürung der freien Gliedmasse an. Zugleich sieht man auf der linken Seite dieser Figur, wie sich an der Peripherie sekundäre Radien abgliedern. *Cl* Kloake, *Fo* Foramen obturatorium.

[1]) Nach H. Braus u. a. ist das Primäre bei niederen Vertebraten ontogenetisch der Gürtel (Brust- und Beckengürtel) und die freie Gliedmasse sprosst erst sekundär

schlagruderartige Bewegungen der Flossen im Wasser schwebend vorwärts geschoben, sondern auch zugleich vom Boden abgehoben werden konnte, so musste die Gürtelmasse sich mehr konsolidieren, fester mit ihrem Gegenstück in der ventralen Mittellinie zusammenfliessen und endlich Anschluss am Achsenskelett, d. h. an der Wirbelsäule, gewinnen. Erst jetzt kam es zu einer eigentlichen Gürtel-Spange, und der bei höheren Typen immer mehr platzgreifende Ossifikationsprozess kam als weiteres, fertigendes Moment hinzu.

Schliesslich sei noch ausdrücklich betont, dass die Extremitäten-Gürtel in der Tierreihe durchaus nicht an bestimmte Körpersegmente gebunden sind. Sie können im Laufe der Stammesgeschichte mehr oder weniger grosse Lageverschiebungen am Rumpfe erfahren, und nicht selten lassen sich dieselben auch noch ontogenetisch nachweisen (vergl. später die Selachierflosse). Die Folgeerscheinungen machen sich dabei vor allem hinsichtlich der Innervationsverhältnisse der betr. Extremität bemerklich, insofern gewisse Spinalnerven davon ausscheiden können, während andere während der Wanderung wieder neu assimiliert werden. Auch auf die metamerische Umbildung der Nervenplexus sind jene Lageverschiebungen von Einfluss.

Schultergürtel.

Fische und Dipnoër.

Bei **Amphioxus**[1]) und den **Zyklostomen** fehlt mit den paarigen Gliedmassen auch ein Becken- und Schultergürtel. Bei **Selachiern** handelt es sich um einen dicht hinter dem Kiemenapparat gelagerten, ventral durch hyaline oder (seltener) fibröse Masse geschlossenen, höchst einfachen Knorpelbogen, der auch bei **Ganoiden**- und **Teleostier**-Embryonen in ganz homologer Weise auftritt. Er ist von Nervenkanälchen durchsetzt.

Später aber entwickelt sich in diesem Bereich bei den beiden letztgenannten Fischgruppen eine von der Haut aus ihre Entstehung nehmende, paarige Reihe knöcherner Gebilde, so dass man jetzt einen sekundären oder knöchernen Schultergürtel dem primären oder knorpeligen gegenüberstellen kann. Letzterer tritt, je mehr die knöchernen Gebilde vorzuschlagen beginnen, immer mehr

davon aus. Ganz dasselbe gilt für das unpaare Flossenskelett; auch hier wird ein axifugales Wachstum beobachtet. Es handelt sich dabei in der ersten Entwickelungsphase entweder um metamere Verlängerungen der Wirbelsäule (Hämal- und Neuraldornen), oder um Elemente, welche wenigstens in nächster Nachbarschaft der Wirbelsäule auftauchen und von da erst auswachsen. Somit sind es gerade diejenigen Skelettbildungen in den paarigen und unpaaren Gliedmassen, welche in den ersten Frühanlagen jeder Vergleichung trotzen. Ähnlichkeiten oder Übereinstimmungen treten erst sekundär auf.

Ob die Parallelität der frühesten Schulterbogenanlage und des Skeletts der Viszeralbogen auf serialer Homologie beruht, ist ebensowenig sicher zu entscheiden, wie die Frage, ob zwischen den Viszeralbogen und ihren Radien phylogenetisch ein Zusammenhang bestand.

[1]) J. W. van Wijhe bezeichnet die paarigen Fortsetzungen der Leibeswand bei Amphioxus als Seitenflossen, als „Pterygia“ und stellt ihnen die unpaare Flosse als „Pinna“ gegenüber. Die ersteren spielen sowohl bei der Larve als beim ausgebildeten Tiere unzweifelhaft eine Rolle bei der Lokomotion, indem sie beim Schwimmen als Balanzier-Organe fungieren. Ob und inwieweit ein Vergleich mit den Gliedmassen der Kranioten erlaubt ist, muss vorderhand dahingestellt bleiben.

Digitized by Google

in den Hintergrund. Beide stehen in einem reziproken Verhältnis zueinander.

Die freie Extremität, die Flosse, verbindet sich mit der hinteren äusseren Zirkumferenz des Schultergürtels bei allen Fischen und Dipnoërn derart, dass eine gehöhlte Stelle des Flossenskelettes einen Vorsprung des Schultergürtels aufnimmt. Im Gegensatz dazu sitzt bei terrestrischen Tieren die Gelenkpfanne am Schultergürtel, der Ge-

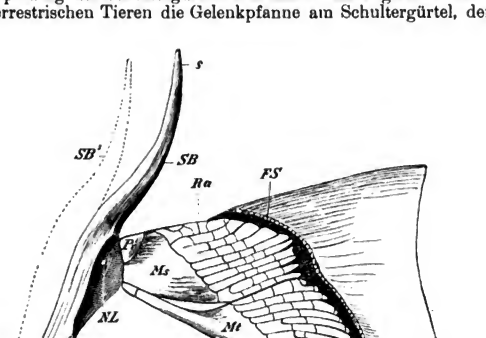


Fig. 104. Schultergürtel und Brustflosse von Heptanchus. *a, b* in der Achse des Metapterygiums liegende Radien, † jenseits der letzteren liegender Strahl (Andeutung eines biserialen Typus), *FS* durchschnittene Hornfäden, *Pr, Ms, Mt* die drei Basalstücke der Flosse, das Pro-, Meso- und Metapterygium, *Ra* knorpelige Flossenstrahlen (Radien), *SB, SB*¹ Schultergürtel, bei *NL* von einem Nervenloch durchbohrt.

lenkkopf am Humerus. Von der Stelle ausgehend, wo die freie Extremität mit dem Schultergürtel artikuliert, kann man an demselben einen oberen dorsalen und einen unteren ventralen Abschnitt unterscheiden[1]). Ersterer, welcher sich mit dem Schädel verbindet, entspricht dem skapularen-, der zweite einem korakoidalen plus prokorakoidalen Abschnitt des Schultergürtels der tetrapoden Vertebraten[2]).

Bei Teleostiern und Knochenganoiden tritt der primäre, knorpelige Schultergürtel gegenüber dem sekundären (knöchernen) sehr in den Hintergrund. Der Komplex der knöchernen Elemente wird beim erwachsenen Fisch zum wesentlichsten Flossen-

[1]) Bei den Haien läuft die knorpelige Schulterspange dorsalwärts frei aus, bei Rochen dagegen steht sie mit der Wirbelsäule in Verbindung.

[2]) Der knorpelig-knöcherne Schultergürtel der Dipnoër nimmt eine Mittelstellung ein zwischen demjenigen der Selachier und dem der Ganoiden. Nach Form und Lage besitzt er aber manches Eigentümliche.

Digitized by Google

träger. Das dorsale Ende des Schultergürtels verwächst mit dem Schädel. Über das Weitere vergl. Fig. 105.

Amphibien.

Ein direkter Anschluss an die Fische besteht nicht, dagegen ist der Schultergürtel aller höheren Wirbeltiere in demjenigen der Amphibien in seinen fundamentalsten Punkten bereits vorgebildet.

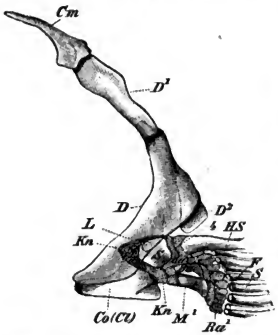


Fig. 105. Schultergürtel und Brustflosse der Bachforelle (Linke Seite von aussen). *D*, D^1, D^2 Knochenkette des sekundären Schultergürtels, mit dem Schädel durch das Stück *Cm* verbunden, Gegenbaur bezeichnet das Stück *D* als Cleithrum, D^1 und *Cm* als Supracleithra, *FS* knöcherne Flossenstrahlen, deren proximale Enden zurückgeschnitten sind, *HS* knöcherner Randstrahl, welcher mit dem Basale 4 in Verbindung tritt, *L* Loch im Skapulare, M^1 Metapterygium, *Ra*, *Ra* das zweite und dritte, 4 das vierte Basalstück der Brustflosse, Ra^1 die zweite knorpelige Radienreihe, *S*, *Co*, (*Cl*) knöchernes Skapulare und Korakoid, welche sich in dem Knorpel (*Kn*) entwickelt haben.

Stets handelt es sich um eine knöcherne resp. knorpelige, dorsal gelagerte Platte (**Scapula** plus **Suprascapula**), die sich seitlich am Rumpf herabkrümmt und dann ventral umbiegend, in zwei, durch einen bei verschiedenen Urodelen verschieden grossen Zwischenraum getrennte Fortsätze, einen vorderen, oral gerichteten (**Prokorakoid**), und einen hinteren, mehr kaudalwärts gelagerten (**Korakoid**) auseinander fährt (Fig. 106, **A**, **B**, *S*, *SS*, *Pro*, *Co*)[1]. Scapula und Korakoid gehen aus einer einheitlichen Knorpelplatte hervor, und das Prokorakoid differenziert sich aus dem Korakoid erst sekundär.

Ventralwärts kommt es zu einer Verbindung mit dem Sternum, beziehungsweise (bei manchen Anuren) mit dem Omosternum. Dabei schieben sich die beiden Korakoidplatten in der ventralen Mittellinie dachziegelartig übereinander, oder legen sich ihre freien Ränder enge zusammen und verwachsen miteinander.

Ersteres gilt für die Urodelen (Fig. 106, 108) und gewisse Anuren (z. B. für Bombinator und Hyla) (Fig. 110), letzteres ebenfalls für Anuren, wie z. B. für Rana (Fig. 111) (vergl. das Kapitel über das Sternum).

Der zuerst bei Ganoiden dem primären (knorpeligen) Schultergürtel sich zugesellende, aus Hautknochen entstehende, sekundäre Schultergürtel hat sich auch auf die Amphibien fortvererbt. So besitzen z. B. die Stegocephalen eine wohl entwickelte, mit dem Episternum (s. oben) sich verbindende Klavikula, an deren peripheres Ende sich noch eine weitere Knochenspange („Kleithrum“,

[1]) In Ausnahmefällen (Siren und Menopoma, bei beiden aber nicht konstant) zeigen sich Korakoid und Prokorakoid mehr oder weniger verschmolzen, so dass zwischen beiden eine Fensterbildung existiert.

Digitized by Google

Gegenbaur) anschliesst (Branchiosaurus, Archegosaurus). Der primäre Schultergürtel jener fossilen Amphibien muss aus Knorpel bestanden haben und hat sich deswegen nur so unvollkommen erhalten, dass seine Beziehungen zum knöchernen Schultergürtel nicht genau zu erkennen sind. — Bei den rezenten Urodelen hat sich von jenem sekundären Schultergürtel nichts erhalten, wohl aber tritt bei Anuren heute noch eine Klavikula auf, welche das hier quer gelagerte Prokorakoid hohlrinnenartig umfasst[1]).

Über die Verschmelzung, welche bei Anuren zwischen Korakoid und Prokorakoid besteht, sowie über die daraus resultierende Rahmen- oder Fensterbildung vergl. Fig. 110 und 111.

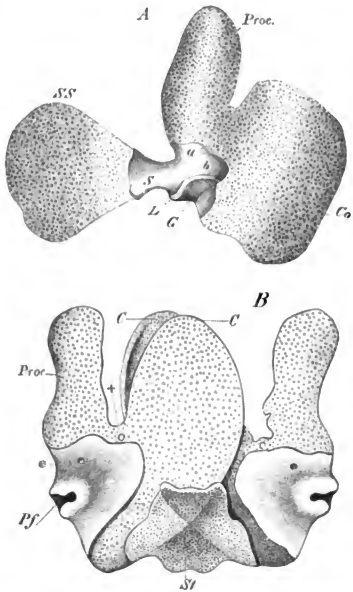


Fig. 106. A Schultergürtel von Salamandra mac. Rechte Seite, stark vergrössert und in einer Horizontalfläche ausgebreitet. *Co, Proc* Korakoid und Prokorakoid, in welche sich knöcherne Fortsätze (*a, b*) hineinerstrecken, *G* Gelenkpfanne, von einem Limbus cartilagineus (*L*) umgeben, *S* Skapula, verknöchert, *S S* Supraskapula, d. h. der nicht verknöcherte Teil des Skapulare. B Schultergürtel des Axolotls in situ, von der Ventralseite dargestellt. *Co* Korakoid, *St* Sternum, *, † Nervenlöcher. Im übrigen gelten die Bezeichnungen von Fig. A.

Reptilien.

Wie bei Amphibien, so bilden auch bei Reptilien die aus einheitlicher Knorpelgrundlage hervorgehende Skapula und das Korakoid die wesentlichsten Bestandteile des Schultergürtels. Ein Prokorakoid kann sich noch anlegen und auch zu kräftiger Ausbildung kommen, wie z. B. bei Schildkröten. Bei den übrigen rezenten Reptilien tritt es stark zurück, oder fällt gänzlich aus. — Beziehungen des Prokorakoids zur Klavikula treten nur noch in Spuren auf; die Klavikula

[1]) Jene Umschliessung des Prokorakoids durch die Klavikula erreicht bei verschiedenen Anuren einen sehr verschiedenen Grad. Sie kann so weit gedeihen, dass der unterliegende Knorpel gänzlich zerstört wird, und ein ursprünglich als Hautknochen entstandener Skeletteil an die Stelle des inneren, knorpeligen Skeletts tritt (Gegenbaur).

Digitized by Google

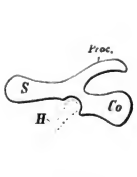


Fig. 107.

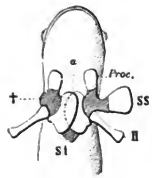


Fig. 108.

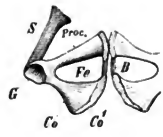


Fig. 109.

Fig. 107. Grundschema des primären Schultergürtels sämtlicher Wirbeltiere von den Amphibien bis zu den Säugetieren. *Proc.* Prokorakoid, *C* Korakoid, *H* Humerus, *S* Skapula.

Fig. 108. Halbschematische Darstellung des Schultergürtels und des Sternums rezenter Urodelen. Ventrale Ansicht. *a* Vereinigungspunkt der beiden Korakoidplatten, *Proc.* Prokorakoid, *H* Humerus, *SS* Supraskapula, die der linken Seite quer nach aussen geschlagen, *St* Sternum, † knöcherne Skapula.

Fig. 109. Schultergürtel einer Schildkröte, Ventralansicht. *B* fibröses, als integrierender Bestandteil des Skelettes zu betrachtendes Band zwischen diesen beiden Stücken, *Co* Korakoid, *Co*^{1} Epikorakoid, *Proc* Prokorakoid, *Fe* Fensterbildung zwischen diesen beiden Stücken, *G* Gelenkpfanne, *S* Skapula.

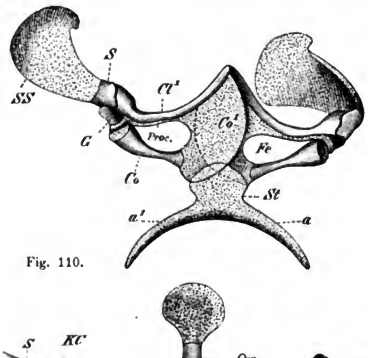


Fig. 110.

Fig. 110. Schultergürtel und Sternum von Bombinator igneus. *Cl* Prokorakoid, *Cl*^{1} knöcherne Klavikula, *Co* Korakoid, *Co*^{1} Epikorakoid, welches sich jederseits in den oberen Sternalrand einfalzt, *Fe* Fensterbildung zwischen Prokorakoid und Korakoid. *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *S* Skapula, *SS* Supraskapula, auf der linken Seite in situ, rechterseits horizontal ausgebreitet, *St* Sternum mit seinen beiden Ausläufern (a, a^1).

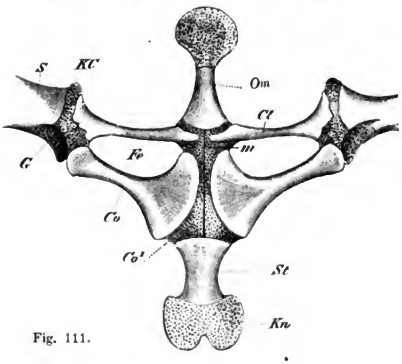


Fig. 111.

Fig. 111. Ventraler Teil des Schultergürtels von Rana esculenta. *Cl* Klavikula, *Co* Korakoid, *Co*^{1} Epikorakoid, *Fe* Fensterbildung, zwischen Korakoid und Prokorakoid resp. Klavikula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *KC* Knorpelkommissur zwischen letzterer und dem Prokorakoid resp. der Klavikula (*Cl*), *Kn* knorpeliges Sternum, *m* Nahtverbindung zwischen beiden Epikorakoiden, *Om* Omosternum, *S* Skapula, *St* knöchernes Sternum.

Digitized by Google

entsteht vielmehr in ihrer grössten Ausdehnung isoliert, d. h. entfernt vom Prokorakoid, aus einem bindegewebigen Blastem. Es handelt sich also den Anuren gegenüber um eine Emanzipation der Klavikula vom Prokorakoid. — Immerhin ist also festzuhalten, dass man auch am Reptilien-Schultergürtel einen primären und sekundären Teil zu unterscheiden hat. Ersterer repräsentiert die beständigeren Elemente, während die letzteren mehr zur Rückbildung neigen und schliesslich ganz schwinden können, wie bei der Schilderung des Episternal-Apparates (vergl. pag. 78—80) bereits ausgeführt wurde[1]).

Bei Verlust der Extremitäten (Scincoiden, Amphisbaenen, Schlangen) kann übrigens auch der primäre Brustschultergürtel reduziert werden oder ganz schwinden, wobei das Sternum den Anfang macht. Bei allen den obengenannten Konfigurations-Verhältnissen hat man von Lacertiliern, welche den Schlüssel für alle weiteren Differenzierungen bilden, auszugehen (Fig. 112).

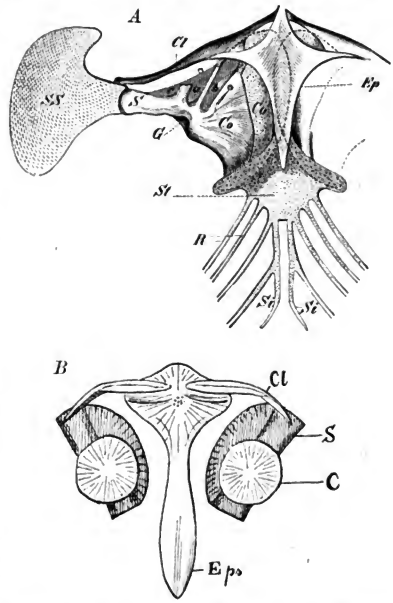


Fig. 112. A Schultergürtel und Sternum von Hemidactylus verrucosus. *a, b, c* durch Membranen verschlossene Fensterbildungen im Korakoid, *Cl* Klavikula, *Co* Korakoid, *Co*[1] knorpeliges Epikorakoid, *Ep* Episternum, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *R* Rippen, *S* Skapula, *Si* Knorpelhörner, (Sternalleisten, „Xiphi — s. Metasternum"), an welche sich die letzte Rippe anheftet, *SS* Supraskapula, *St* Sternum („Prosternum"). B Schultergürtel von Palaeohatteria, nach Credner. Ventralseite. *C* Korakoid, *Cl* Klavikula, *Eps* Episternum, *S* Skapula.

Bei den Amphibien hatte sich der Schultergürtel schon etwas weiter vom Kopf entfernt, als bei Fischen, und dies kommt nun bei Reptilien noch zu stärkerer Ausprägung. So besonders bei Cheloniern und bei vielen fossilen Reptilien. Das Maximum der Wanderung wird bei Vögeln erreicht.

[1]) Chamäleonten und Krokodilen fehlt eine Klavikula oder sie ist nur in Rudimenten vorhanden. Bezüglich des Verhaltens fossiler Reptilien verweise ich auf Fig. 112.

Digitized by Google

Bezüglich des genaueren Verhaltens, wie namentlich hinsichtlich der bei Sauriern im Bereich des Korakoids auftretenden, durch fibröses Gewebe ausgefüllten Fensterbildungen verweise ich auf die Fig. 112 *A* und bemerke dazu noch folgendes:

Von manchen Autoren werden bei jenen Fensterbildungen ein Hauptfenster und ein Nebenfenster unterschieden. Ein Hauptfenster, welches in Fig. 112 *A* mit *a* bezeichnet ist und welches lateralwärts an einen kurzen (zwischen *a* und *c* gelegenen) Knochenfortsatz, das rudimentäre Prokorakoid, grenzt, ist für alle Saurier typisch, entsteht schon im primären Schultergürtel und entspricht auch der oben beschriebenen Fensterbildung bei Amphibien. Die Nebenfenster haben keine hohe morphologische Bedeutung und wechseln stark nach Form und Zahl.

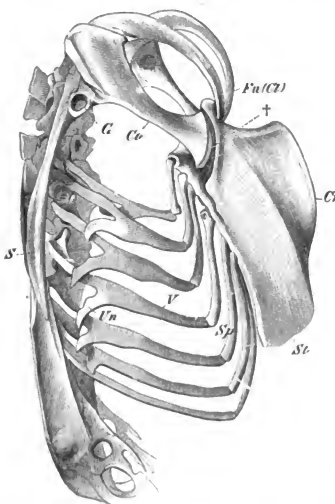


Fig. 113. Rumpfskelett eines Falken. *Co* Korakoid, welches mit dem Sternum (*St*) bei + gelenkig verbunden ist, *Cr* Crista sterni, *Fu* (*Cl*) Furkula (Klavikula), *G* Gelenkfläche derselben für den Humerus, *S* Skapula, *Sp* sternaler Abschnitt der Rippen, *Un* Processus uncinati, *V* vertebraler Abschnitt der Rippen.

Vögel.

Bei Vögeln stellt die Skapula eine dünne, schmale, oft sehr weit nach hinten reichende Knochenlamelle dar, welche zuweilen eine schwertförmige Gestalt besitzt. Von der Skapula ist das den kräftigsten Knochen der Schulter darstellende und je nach dem Flugvermögen sehr verschieden entwickelte Korakoid unter scharfer Knikkung ventral- und kaudalwärts abgebogen und erscheint mit seinem unteren Ende in einen Falz am oberen Sternalrand fest eingelassen[1]). Das obere Ende beteiligt sich am Aufbau der Gelenkpfanne für den Humerus.

Bei den Ratiten, in specie bei Struthio, ist das breite Korakoid gefenstert, so dass man den vorderen Abschnitt als Prokorakoid aufzufassen berechtigt ist. Bei den übrigen Ratiten erscheint das Prokorakoid bedeutend reduziert, und diese Reduktion ist noch weiter gediehen bei Karinaten, bei welchen es oft

[1]) Bei Ratiten bilden Skapula und Korakoid einen stumpfen, bei Karinaten einen spitzen Winkel miteinander. Bei den ersteren sind die genannten Knochen synostotisch, bei den letzteren durch Faserknorpel vereinigt (Anpassung an die Lokomotion).

Digitized by Google

gänzlich verkümmert ist. Hier tritt dagegen ein das Schultergelenk überragender Fortsatz des Korakoids, das Akrokorakoid, auf, welches als Sehnenrolle für einen Muskel fungiert (Fürbringer).

Bei allen Flugvögeln (Karinaten) ist die als rein dermaler Knochen sich bildende Klavikula wohl entwickelt und fliesst mit ihrem Gegenstück zur sog. Furcula zusammen. Letztere zeigt eine, in Anpassung an das Fluggeschäft ausserordentlich verschiedene Grösse und Gestalt und kann auch eine mehr oder weniger starke, vom sternalen Ende ausgehende Rückbildung, resp. einen Schwund erfahren (Dromaeus, Casuarius, Rhea, Struthio, Apteryx, einige Psittaci u. a.). (Über ihre Lagebeziehungen zum übrigen, knorpelig präformierten Schultergürtel und zum Sternum vergleiche Fig. 113).

Die Gelenkgrube für den Humerus wird von der Skapula und, wie oben schon erwähnt, dem Korakoid gemeinschaftlich gebildet; letzterem fällt dabei in der Regel der Hauptanteil zu. Die Archaeopteryx besass bereits ein typisches Karinaten-Korakoid.

Säugetiere.

Bei erwachsenen Säugetieren erstreckt sich das Korakoid nur noch bei Monotremen, welche überhaupt in ihrem Schultergürtel primitive Verhältnisse bewahrt haben, brustwärts bis zum Sternum (vergl. Fig. 61); bei allen übrigen — und darin liegt das charakteristischste Merkmal des Schultergürtels der Mammalia — erfährt es eine starke Rückbildung [1]). Immerhin aber tritt es noch in Form eines besonderen, häufig am Aufbau der Schultergelenkpfanne sich beteiligenden Ossifikationszentrums der Skapula in die Erscheinung. Jener Fortsatz, den man als Processus coracoideus oder Rabenschnabelfortsatz bezeichnet, soll dem letzten Rudiment eines Epikorakoids entsprechen.

So gewinnt hier die Skapula eine freiere Lage und wird allmählich zum alleinigen Träger der Extremität: zugleich erfährt sie unter dem Einfluss einer immer mehr sich differenzierenden Muskulatur im Bereich ihres dorsalen (bezw. hinteren) Randes (Basis scapulae) eine stärkere Verbreitung und entwickelt zugleich auf ihrer Dorsalseite eine kräftige Leiste (Spina scapulae), die lateralwärts in das sog. Akromion ausläuft. Mit dem Akromion verbindet sich das laterale Ende der Klavikula, während das mediale mit dem oberen Rand des Sternums in Gelenkverbindung tritt.

Bei Säugetieren, deren vordere Extremitäten sich einer mannigfaltigen und freien Beweglichkeit erfreuen (Prosimier, gewisse Marsupialier, viele Nager und Insektivoren, Primaten und Chiropteren), gelangt die Klavikula [2]), zu besonders starker

[1]) Bei gewissen (allen?) Marsupialiern (Trichosurus) tritt während der intrauterinen Entwickelung das kräftig entwickelte Korakoid mit dem Sternum ebenfalls noch in Gelenkverbindung. Später bildet es sich zurück und nur der vordere Abschnitt persistiert als Processus coracoideus.

[2]) Die Klavikula hat mit dem primären, skapulo-korakoidalen Schultergürtel nichts zu schaffen. Ursprünglich als dermaler Knochen entstehend und diese Genese bei Monotremen noch beibehaltend entwickelt sie sich bei allen übrigen Säugern auf knorpeliger Grundlage.

Digitized by Google

Entwickelung. Bei anderen, wie z. B. bei Ungulaten und Cetaceen, omnivoren Raubtieren etc., fehlt sie gänzlich, kann aber ontogenetisch (vorübergehend) noch auftreten (Schaf). Bei Carnivoren, Edentaten, Rodentia und Marsupialia können übrigens auch rudimentäre, funktionslos gewordene Schlüsselbeine das ganze Leben hindurch persistieren, und meistens geht die Reduktion an beiden Enden vor sich. In der Regel ändern sich aber dann auch die Lagebeziehungen zur Skapula.

8. Beckengürtel.

Fische.

Bei Knorpelganoiden ist das Becken durch zwei kleine knorpelige oder verknöcherte Plättchen angedeutet, welche ihren rudimentären Charakter schon durch ihre grosse Variationsbreite erkennen

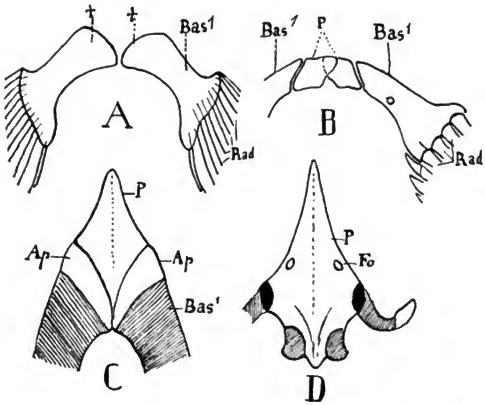


Fig. 114. Beckenformen von Fischen und Amphibien. In Fig. A, welche das proximale Stück der Beckenflossen von Pleuracanthus darstellt, handelt es sich noch um ein Latenzstadium des Beckens. Es ist noch in den mit † † bezeichneten Abschnitten des Basale enthalten. B Scaphirhynchus kataphractus, C Polypterus bichir, D Menobranchus. *Ap* Knochenapophysen des Basale, *Bas*¹ Basale, *Fo* Foramen obturatorium, *P* Becken, das sich oralwärts zu einem Processus epipubicus verlängert, *Rad* Radien.

lassen. Sie sind als abgeschnürte Teile des Basi- oder Metapterygium der freien Flosse zu betrachten. In manchen Fällen unterbleibt diese Abschnürung und damit die Differenzierung eines Beckens. Diesem Verhalten begegnen wir auch bei dem fossilen Pleuracanthus und Xenacanthus.

Digitized by Google

Bei Polypterus, dem nahen Verwandten des devonischen Crossopterygier-Geschlechts, kommen jene beiden Plättchen in der ventralen Mittellinie zur Vereinigung, wodurch die Bauchflossen eine grössere Festigung erfahren. Trotz des rudimentären Charakters des Polypterusbeckens erkennt man darin doch schon das Dipnoër- und Ichthyodenbecken in seinen Grundzügen (Fig. 114).

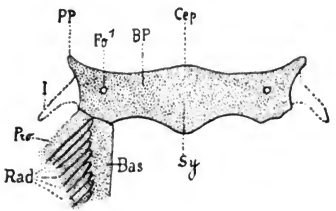


Fig. 115. Typus des in allen seinen Teilen ausgebildeten Selachierbeckens von der Ventralseite. *BP* Beckenplatte (Ischio-Pubis), *Bas*, *Pro*, *Rad* Basale, Propterygium und Radien der Bauchflosse, *Cep* Processus epipubicus, *Fo*¹ Foramen obturatorium, *I* Processus iliacus, *PP* Processus praepubicus, *Sy* Gegend der Symphysis ischio-pubica.

Das Becken der Selachier und Holocephalen liegt in Form einer Querspange zwischen den beiden Basipterygia, die sich erst sekundär von ihm abgegliedert haben. Es ist von Nerven durchbohrt und sendet an jeder Seite einen, besonders gut bei den Holocephalen ausgeprägten Fortsatz aus, der sich in der seitlichen Körperwand dorsal emporzieht (Processus iliacus). Ein zweiter Fortsatz (Processus praepubicus), der uns bei Dipnoërn, Amphibien, Reptilien und Säugern zum Teil in viel stärkerer Ausprägung begegnen wird, entspringt lateralwärts auf der oralen Beckenkante. Auch die Andeutung eines Processus epipubicus (vergl. die Amphibien) scheint schon vorhanden zu sein.

Die gesamte Beckenspange der Selachier entspricht mit gewissen Einschränkungen jenem Beckenabschnitt der höheren Formen, den wir später als Pars ischio-pubica kennen lernen werden.

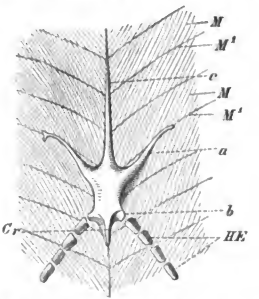


Fig. 116. Becken des Protopterus von der Ventralseite. *a* Processus praepubicus, welcher sich an seinem lateralen Ende gabeln kann, *b* Fortsatz zur Verbindung mit der hinteren Extremität *HE*, *Cr* scharfe Muskelleiste, *c* Processus epipubicus, *M*, *M* Myomeren, M^1, M^1 Myocommata.

Dipnoi.

Bei den Dipnoërn läuft die schmale, rein hyalin-knorpelige Beckenplatte in sechs Fortsätze, zwei paarige und zwei unpaare, aus. Der einzige Unterschied zwischen Ceratodus und Protopterus beruht darauf, dass das vordere Paar jener Fortsätze, die Processus praepubici, bei Protopterus ungleich länger sind als bei

Digitized by Google

Ceratodus. Sie sind regelmässig in ein Myocomma eingebettet und schicken hie und da noch einen zweiten, kleineren Knorpelzinken ab. Diese Processus pubici dürfen nicht mit einem Ilium verwechselt werden. An den hinteren paarigen Fortsätzen ist die freie Extremität vermittelst des sogenannten „Zwischenstückes" befestigt. Der unpaare Fortsatz des Dipnoërbeckens erstreckt sich in der ventralen Mittellinie dolchartig nach vorne. Er ist sehr lang und schlank ausgezogen, schliesst nicht selten eine Höhle ein und kann als Processus epipubicus bezeichnet werden. Dieser Fortsatz wird uns beim Amphibien- und Amnioten-Becken wieder beschäftigen.

Am hinteren Beckenrand, wo sich der Knorpel stark verdickt und wo er eine starke Muskelleiste erzeugt, springt ein zweiter unpaarer Fortsatz kaudalwärts vor. Ich bezeichne ihn als Processus hypo-ischiadicus, weil er sich offenbar später in der Reihe der Reptilien zu dem sogenannten Os hypo-ischium differenziert.

Amphibien.

Ein Blick auf die Fig. 114 **D**, welche das Becken von Menobranchus von der Ventralseite darstellt, belehrt uns, dass sich die Formverhältnisse des ventralen Abschnittes desselben ohne weiteres auf die Beckenplatte der Dipnoër (Fig. 116) und weiterhin auf diejenige der Crossopterygier zurückführen lassen. Es ist aber, wie bei allen übrigen Urodelen und den Amnioten, vom Nervus obturatorius durchbohrt. Seine paarige Anlage erscheint, wie bei erwachsenen Dipnoërn, sekundär verwischt, lässt sich aber durch die Genese erweisen. Dies hervorzuheben ist namentlich auch wichtig im Hinblick auf die morphologische Bedeutung jenes Abschnittes, den ich bereits beim Dipnoër-Becken als Processus epipubicus bezeichnet habe. Dieser Fortsatz findet sich auch bei Derotremen und Salamandrinen (Fig. 117 **A—D**) und gabelt sich hier oralwärts in zwei Äste.

Die Pars ischio-pubica ist, wie bereits angedeutet wurde, als die phylogenetisch älteste Hauptmasse des Beckens aufzufassen, und der Grad ihrer Verschmelzung in der Medianlinie zu einer unpaaren Platte unterliegt in den verschiedenen Amphibiengruppen den allermannigfaltigsten Modifikationen. Dasselbe gilt für den Grad des Ossifikationsprozesses, welcher eine allmählich immer schärfere Differenzierung in eine Pars pubica und ischiadica und so Verhältnisse anbahnen kann, wie sie bei gewissen Stegocephalen und bei Reptilien durch das Auftreten eines Beckendreistrahles (Os ilium, ischii und pubis) bereits durchgeführt erscheinen.

Einer der charakteristischsten Unterschiede des Fisch-Dipnoër-Beckens einer- und des Amphibienbeckens andererseits liegt in der stattlicheren Entfaltung der Pars iliaca, welche der Pars scapularis, bezw. suprascapularis des Schultergürtels entspricht. Während dieselbe weder bei Fischen noch bei Dipnoërn in Verbindung mit der Wirbelsäule tritt, ist dies jetzt bei Amphibien durchgeführt, und wo dies nicht der Fall ist (Proteus, Amphiuma), handelt es sich um Rückbildungen. Dass jene Verbindung als eine Anpassungserscheinung an veränderte Lebensbedingungen (Fortbewegung auf dem Lande) aufzufassen ist, habe ich früher schon

Digitized by Google

angedeutet. Der dadurch angebahnte Fortschritt macht sich nun, wie wir sehen werden, weiterhin in der Tierreihe unter gleichzeitiger

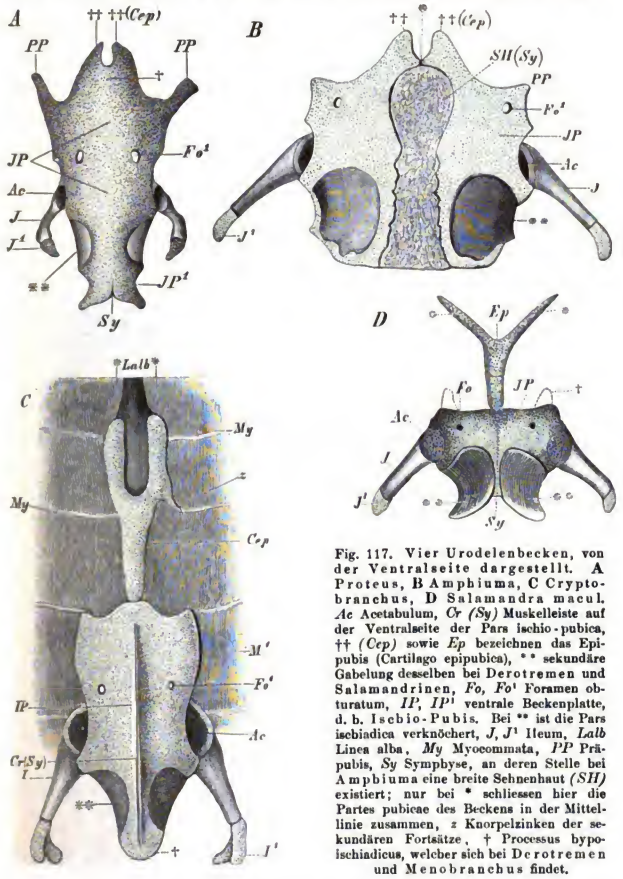


Fig. 117. Vier Urodelenbecken, von der Ventralseite dargestellt. **A** Proteus, **B** Amphiuma, **C** Cryptobranchus, **D** Salamandra macul. *Ac* Acetabulum, *Cr (Sy)* Muskelleiste auf der Ventralseite der Pars ischio-pubica, †† *(Cep)* sowie *Ep* bezeichnen das Epipubis (Cartilago epipubica), ** sekundäre Gabelung desselben bei Derotremen und Salamandrinen, *Fo, Fo*¹ Foramen obturatum, *IP, IP*¹ ventrale Beckenplatte, d. h. Ischio-Pubis. Bei ** ist die Pars isebiadica verknöchert, *J, J*¹ Ileum, *Lalb* Linea alba, *My* Myocommata, *PP* Präpubis, *Sy* Symphyse, an deren Stelle bei Amphiuma eine breite Sehnenhaut *(SH)* existiert; nur bei * schliessen hier die Partes pubicae des Beckens in der Mittellinie zusammen, z Knorpelzinken der sekundären Fortsätze, † Processus hypoischiadicus, welcher sich bei Derotremen und Menobranchus findet.

Verbreiterung des dorsalen, auf immer zahlreichere Wirbel übergreifenden Ilium-Endes in jenen Fällen noch deutlicher bemerklich,

Digitized by Google

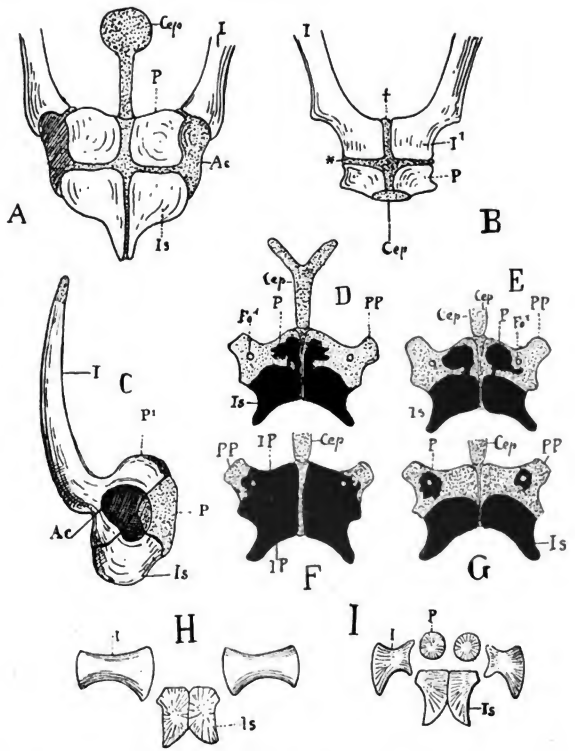


Fig. 118 A—I. A Becken von Dactylethra capensis, von vorne gesehen, B von der Kopfseite her gesehen, C Becken von Rana esculenta, von der Seite, D und E Becken von Salamandra atra, F und G von Salamandra maculata, H von Branchiosaurus, I von Discosaurus. In D—I ist das Becken überall von vorne (von der Ventralseite) dargestellt. Figur H und I nach Credner. *Ac* Acetabulum, *Cep* Cartilago epipubica, *Fo*¹ Foramen obturatum, *I* Ilium, *Is* Ischium, *IP* zusammengeflossene Ischium- und Pubiszone (Ischiopubis ossif.), *I*¹ die bei Dactylethra medianwärts gerichteten, distalen Enden des Ilium. Beide sind unter sich sowohl wie von dem Pubis durch eine kreuzförmige Knorpelzone getrennt, deren sagittaler Schenkel mit † und deren transverseller mit * bezeichnet ist. *P* bezw. *P*¹ (bei Rana) Ossifikationszone des Pubis, *PP* Praepubis.

Digitized by Google

wo, wie bei Anuren und dann von den Krokodilen an aufwärts, in der ganzen höheren Wirbeltierreihe die Körperlast immer mehr auf die hinteren Extremitäten übertragen wurde, während die vorderen unter, in ganz bestimmter Richtung fortschreitender und auf die allmähliche Herausbildung eines Greiforgans gerichteter Differenzierung, eine Entlastung erfuhren.

Was nun die Anuren anbelangt, so zeichnet sich ihr Becken vor demjenigen der Urodelen durch folgende charakteristische Merkmale aus. Erstens erscheint die Pars iliaca in Anpassung an die eigenartige Bewegungsweise jederseits in einen langen, schlanken Stab ausgezogen; zweitens ist die bei Urodelen horizontal ausgebreitete Beckenplatte (Pars ischio-pubica) bei Anuren (im erwachsenen Zustande) gleichsam von beiden Seiten her zusammengeschoben (Fig. 119), so dass ein ventralwärts scharf aussprin-gender Kiel entsteht; drittens wird die dadurch in querer Richtung sehr schmal erscheinende Beckenplatte von dem Nervus obturatorius nicht durchbohrt, sondern ist durch und durch solid; viertens endlich kommt es, wie früher schon erwähnt, unter allen Anuren nur bei Dactylethra capensis zur selbständigen Verknöcherung einer Pars pubica (vergl. Fig. 118, A und B).

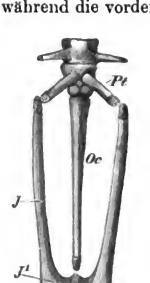


Fig. 119. Beckengürtel von Rana esculenta von der Ventralseite. *Cr* in der ventralen Mittellinie vorspringende Crista ischio-pubica, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel, *I* Ileum, *Is* Ischium, durch die knorpelige Pars pubica *P* von einer Knochenzone (J^1), welche in direktem Zusammenhang mit der Pars iliaca entsteht, getrennt, *Oc* Os coccygis, *Pt* Processus transversus des Sakralwirbels.

Reptilien.

Anknüpfungen an das Amphibienbecken finden sich bei gewissen fossilen Formen, wie z. B. bei Palaeohatteria und Plesiosauriern, dann aber auch bei der rezenten Hatteria und den Cheloniern.

Die charakteristischsten Merkmale des Reptilienbeckens, demjenigen der Amphibien gegenüber, bestehen in folgenden vier Hauptpunkten: in einer ungleich schärferen Differenzierung des Schambeins, in einem proximal gerichteten Abrücken desselben vom Sitzbein, in einem stärker entwickelten, an seinem vertebralen Ende zuweilen sich verbreiternden Darmbein und endlich in einem solideren, auf einem intensiveren Ossifikationsprozess beruhenden Charakter im allgemeinen.

Bei Hatteria und Plesiosaurus sind die Schambeine von den Sitzbeinen noch nicht sehr weit abgerückt, es besteht also noch kein sehr weites Foramen pubo-ischiadicum. Von dem Hatteriabecken ist das der Chelonier leicht abzuleiten (vergl. Fig. 120 A und B und Fig. 121 A—F), und dies gilt namentlich für Makrochelys und Chelydra. Hier wie dort sind das Epipubis und Praepubis stark ausgeprägt. Im übrigen begegnet man bei den verschiedenen Genera der Schildkröten sehr wechselnden Formverhält-

Digitized by Google

nissen[1]), stets aber fällt das Foramen obturatorium mit dem Foramen pubo-ischiadicum zusammen (Fig. 121 **A**—**F**).

Das Becken der Lacertilier, welches ontogenetisch noch primitive, an Hatteria erinnernde Zustände erkennen lässt, zeichnet sich durch einen schlanken Charakter aus, und die spangenartigen

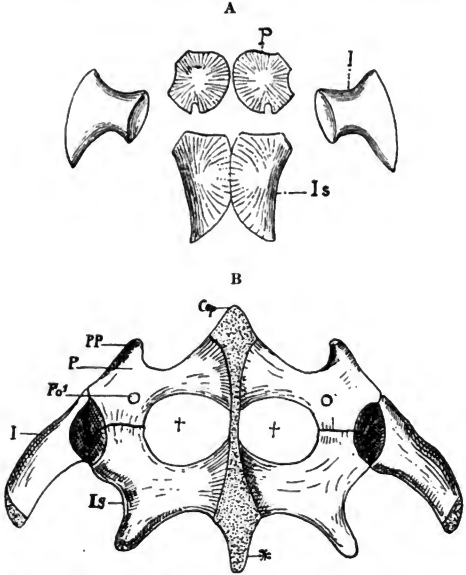


Fig. 120. Zwei Reptilienbecken von der Ventralseite gesehen. A von Paläohatteria nach Credner, B Hatteria nach einem von R. Wiedersheim angefertigten Präparate. *Cep* Cartilago epipubis, *Fo'* Foramen obturatum, *I* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubis, *PP* Praepubis, † † zwei grosse Öffnungen, welche *P* und *Is* voneinander trennen (Foramen pubo-ischiadicum), * Processus hypo-ischiadicus, welcher sich bei anderen Reptilien vom Becken abgliedert.

Scham- und Sitzbeine sind durch sehr geräumige Foramina pubo-ischiadica voneinander getrennt. Zwischen diesen beiden Öffnungen, welche in ihrer typischen Form durch Verwachsung der lateralen und

1) Bei Emys und Testudo z. B. stossen die medialen Enden der Scham- und Sitzbeine zusammen, so dass das Foramen pubo-ischiadicum auch von der medialen Seite her knöchern umrahmt wird. Im Gegensatz dazu weichen dieselben Knochen bei Chelone und Trionyx weit auseinander und sind nur noch durch ein Ligament, bezw. durch einen schmalen, medianen Knorpel verbunden, an welchem man übrigens noch ein rudimentäres Epipubis erkennen kann.

Digitized by Google

medialen Enden des Pubis und des Ischium zustande kommen, liegt in der Medianlinie ein knorpelig-fibröser Strang (Ligamentum

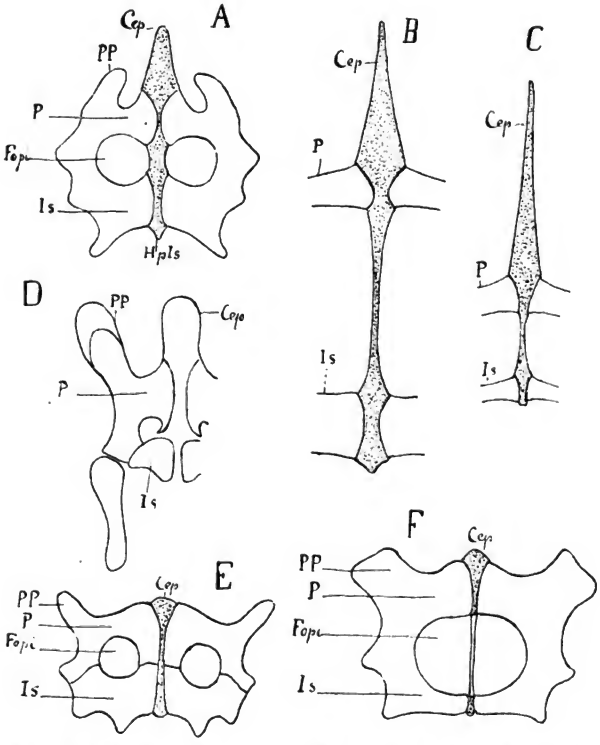


Fig. 121. **A** Becken von Makrochelys nach G. Baur, **B** medialer Beckenknorpel von Chelys fimbriata, **C** derselbe von Emydura, **D** Becken von Sphargis coriacea aus D'Arcy Thompsons Manuskript, Kopie nach Hoffmann, **E** Typus des Beckens von Testudo, **F** derselbe von Chelone. *Cep* Cartilago epipubis, *Fopi* Foramen pubo-ischiadicum, *HplIs* Processus hypo-ischiadicus, *Is* Ischium, *P* Pubis, *PP* Praepubis.

medianum pelvis), welcher sich nach vorne in die pflockartig eingekeilte Cartilago epipubis und nach hinten in das Hypoischium

LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
Digitized by Google

s. Os cloacae[1]) fortsetzt (Fig. 122, *Lg, Cep, Hp Is*). Dies sind die letzten Spuren der in embryonaler Zeit miteinander zusammenfliessenden, medialen Partien der Scham- und Sitzbein-Anlagen.

Während sich eine gewisse Verwandtschaft zwischen dem Saurier- und dem Chelonierbecken nicht verkennen lässt, begegnen wir bei Krokodilen Verhältnissen, welche auf eine ganz eigenartige Entwickelungsrichtung hinweisen. Aus diesem Grunde, und auch wegen

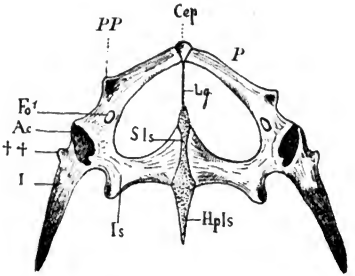


Fig. 122. Becken von Lacerta vivipara von der Ventralseite gesehen. *Ac* Acetabulum, in welchem die drei Beckenknochen ohne sichtbare Nahtbildungen zu einer Masse verschmelzen, *Cep* kalkknorpeliges Epipubis, *Fo*¹ Foramen obturatorium, *Hpls* Hypo-ischium, welches im Embryo als paarige Masse von den Hinterenden der Ischia sich abgliedert, *I* Ilium mit einem Fortsatz ††, der bei Krokodiliern, Dinosauriern und Vögeln zu der mächtigen Pars praeacetabularis ossis ilei wird, *Is* Ischium, welches bei *Sls* eine Symphyse bildet, *Lg* fibröses Band, *P* Pubis, *PP* Praepubis, ventralwärts etwas überhängend.

seiner wichtigen Beziehungen zu ausgestorbenen Reptilienformen, hat das Krokodilierbecken das Interesse der Morphologen von jeher in ganz besonderem Masse erregt.

Das Schambein[2]) liegt in der Embryonalzeit noch rein transversell, richtet sich dann aber später ganz steil nach vorne und führt so durch seine ganz eigenartige Lage zur Bildung von sehr weiten Foramina pubo-ischiadica. Diese schliessen zugleich die Foramina obturatoria mit in sich ein und werden in der Medianlinie durch einen fibrösen Strang voneinander getrennt.

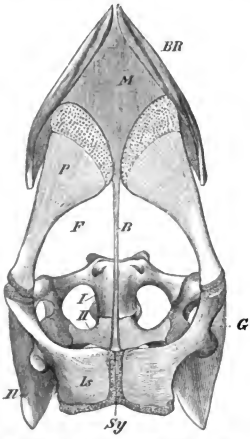
Somit wiederholen sich hier ontogenetisch im Prinzip dieselben Lageverschiebungen, wie wir ihnen auch schon bei Cheloniern und Sauriern begegnet sind, allein sie erfahren hier durch bestimmte mechanische Einflüsse (voluminöser Dottergang des Embryo) eine bedeutende Steigerung. Alle drei Beckenteile verknorpeln für sich, fliessen aber später in der Acetabulargegend, welche eine Durchbrechung zeigt, zu einer Masse zusammen. Hierauf kommt es wieder

[1]) Krokodile und Chamäleonten besitzen kein Os hypo-ischium.

[2]) In den auch beim erwachsenen Krokodilbecken persistierenden Knorpelapophysen am Vorderende der Schambeine sind Partes epipubicae enthalten.

Digitized by Google

zu einer Kontinuitätstrennung, insofern das Pubis sich ablöst und seine ursprünglich selbständige Stellung gleichsam wieder zurückerobert. Damit aber hat der Differenzierungsprozess an jener Stelle noch nicht sein Ende erreicht, sondern es schnürt sich vom Processus acetabularis ilei ein Abschnitt los und wird zu der sogenannten Pars acetabularis des Krokodilierbeckens. Es handelt sich dabei also um kein primitives, etwa von niederen Reptilien oder gar von den Amphibien her vererbtes Skelettstück, d. h. um kein rudimentäres Organ, sondern um eine neue, sekundäre Erwerbung, welche auch bei Vögeln und Säugetieren eine grosse Rolle zu spielen berufen ist.



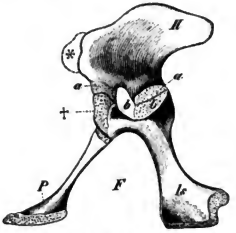


Fig. 123. Becken von einem jungen Alligator lucius. A ventrale, B seitliche Ansicht. *B* fibröses Band, zwischen Symphysis pubis und ischii, *b* Loch in der Hüftgelenkspfanne, nach rückwärts von den beiden zusammenstossenden Fortsätzen *a* und b des Ileums und Ischiums begrenzt, *F* Foramen pubo-ischiadicum, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel, *I, II* erster und zweiter Sakralwirbel, *Il* Ileum, *Is* Ischium, *M* fibröse Membran zwischen den Vorderenden der beiden Schambeine und dem letzten Bauchrippenpaar (*BR*), *P* Pubicum, *Sy* Symphysis ossis ischii, † Pars acetabularis, welche sich zwischen den Fortsatz *a* des Ileum und des Pubicum einschiebt, * Andeutung eines bei Dinosauriern und Vögeln nach vorne auswachsenden Fortsatzes des Ileums.

Die Pars iliaca pelvis des Krokodilbeckens wächst dorsalwärts immer mehr aus und verbreitet sich nach Erreichung der Wirbelsäule so stark in proximo-distaler Richtung, wie dies bei keinem anderen rezenten Reptil oder Amphibium der Fall ist. In weiterer Fortbildung begegnen wir diesem Bestreben der Darmbeine, eine immer grössere Zahl von Wirbeln in ihren Bereich zu ziehen, bei Theromorphen, Dinosauriern und Vögeln, und hier wie dort ist die Ursache dafür in statischen und mechanischen Momenten zu suchen. Die hintere Extremität wird dadurch befähigt, das Gewicht des Rumpfes, unter gleichzeitiger Entlastung seines vorderen Abschnittes, auf sich zu übernehmen.

Bei schlangenartigen Sauriern zeigt sich das Becken rückgebildet, und bei Amphisbänen, wo die Verbindung mit der Wirbelsäule gelöst erscheint, sind nur Rudimente des Ileum und Pubis

Digitized by Google

vorhanden. Auch bei gewissen Ophidiern finden sich nur noch Spuren eines Pubis.

Vögel.

Das Becken der Vögel zeichnet sich durch zwei charakteristische Merkmale aus, erstens durch die mächtige Entfaltung der Pars iliaca, welche, namentlich kopfwärts stark auswachsend, immer mehr Wirbel in ihren Bereich zieht (vergleiche die Wirbelsäule), und zweitens durch das nach hinten gerichtete Schambein, welches dadurch eine mit der postacetabularen Darmbeinpartie parallele Lage gewinnt (Fig. 124). Diese kommt aber in embryonaler Zeit erst ganz allmählich zustande, insofern Schambein und Sitzbein ursprünglich

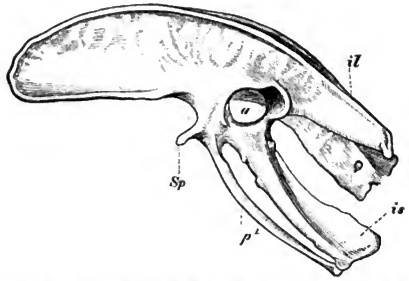


Fig. 124. Becken von Apteryx australis, seitliche Ansicht nach Marsh. *a* Acetabulum, *il* Ileum, *isch* Ischium, p^1 Pubicum, *Sp* Spina iliaca.

eine, an fossile und rezente Saurier erinnernde, senkrechte Lage zum Darmbein besitzen[1]).

Das Becken der Archaeopteryx erstreckt sich noch nicht über einen so bedeutenden Wirbelkomplex (11—18) wie bei den rezenten Vögeln, sondern nur über zirka sechs Wirbel. Es überschreitet also die betreffende Zahl bei Reptilien nur um vier. Pubis und Ischium schliessen sich der Entwickelung des noch kleinen und kurzen Ileum durchaus an. Beide sind weder unter sich, noch untereinander verwachsen, wie dies bei den erwachsenen, rezenten Karinaten der Fall ist. Ferner sind Pubis und Ischium bei der Archaeopteryx noch nicht so steil nach hinten gerichtet, wie bei rezenten Vögeln (Übergangsstufe zwischen Reptilien und Vögeln).

Säuger.

Bei Säugern, wo die Darmbeine, wie dies auch schon für Anuren und Sauropsiden gilt, prä-, die Sitzbeine postacetabular liegen,

[1]) Die distalen Enden der Schambeine konvergieren miteinander in verschiedenem Grade und können sogar eine Art von Symphyse bilden.

Digitized by Google

bleiben die einzelnen Beckenstücke lange Zeit durch Knorpelzonen getrennt, später aber fliessen sie zu einer Masse („Hüftbein") zusammen. Stets spielt das am spätesten zur Konkreszenz kommende Schambein beim Aufbau des Acetabulums den anderen Knochen gegenüber eine untergeordnete Rolle, insofern es bei den meisten Säugern gänzlich davon ausgeschlossen ist. Dagegen beteiligt sich am Aufbau des Acetabulums das sogen. Os acetabuli, welches im

Fig. 125.

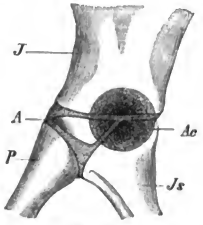


Fig. 126.

Fig. 125. Becken des Menschen, rechte Hälfte von aussen. *Fo* Foramen obturatum, O. ilei (*Il*), *O.* ischii (*Is*) und O. pubis (*P*) im Acetabulum noch getrennt.

Fig. 126. Lagebeziehungen der sogenannten Pars acetabularis mit Zugrundelegung der Verhältnisse bei Viverra civetta. *A* Os acetabuli, *Ac* Acetabulum, *I* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum.

Laufe der Entwickelung mit einem der drei Beckenknochen verschmilzt. Der Winkel, welchen die Achsen des Darm- und Kreuzbeins miteinander erzeugen, wird von den Monotremen an, durch die Reihe der Säugetiere hindurch bis zu den Nagern, immer spitzer. Das Darmbein verbindet sich mit einer sehr verschieden grossen Zahl von Wirbeln.

Der ursprüngliche Typus einer Sitz- und Schambein-Symphyse, welche eine langgestreckte Beckenform bedingt, findet sich noch bei Monotremen, Beuteltieren, vielen Nagern, Huftieren, Karnivoren, sowie bei Insektenfressern, bei welch letzteren die grösste Mannigfaltigkeit im Aufbau des Beckengürtels herrscht[1]). Bei manchen Insektenfressern und Karnivoren, noch ausgeprägter aber bei den höchsten Formen, den Primaten, kommt es mehr und mehr nur zu einer Verbindung der beiden Schambeine (Symphysis pubis). Das Foramen obturatum ist stets rings von Knochen umrahmt[2]).

[1]) Der Anteil, welchen die Schambeine an der Symphysenbildung nehmen, ist meist der bedeutendere.

[2]) Der Schwund der Hinterextremitäten ist natürlich auch von Einfluss auf den Beckengürtel, so dass letzterer z. B. bei Waltieren auf zwei in den Leibesdecken steckende Knochen reduziert ist. Diese sind als rudimentäre Scham-Sitzbeine zu betrachten und stehen weder unter sich, noch mit der Wirbelsäule in Verbindung. Die Bartenwale besitzen ausserdem noch ein Rudiment des Femur (Balaenoptera und Megaptera), Balaena dazuhin noch ein Rudiment der Tibia. Die Zahnwale zeigen von den beiden letztgenannten Knochen keine Spur.

Auch bei Sirenen findet sich als Andeutung eines Beckens nur noch ein verlängerter Knochenstab (Manatus) oder eine breite Knochenplatte (Halicore). Beide entsprechen

Digitized by Google

Unter allen Säugetieren mit typisch entwickelten Extremitäten und normalem, d. h. vollständig ausgebildetem Becken, fehlt nur bei Insektivoren (Talpa, Sorex) die Symphyse, so dass das Becken ventral ganz offen ist, und Mastdarm und ein Teil der Urogenitalorgane bei dem geringen Umfang der Beckenhöhle völlig ausserhalb derselben zu liegen kommen.

Von besonderem Interesse sind die bei Schnabel- und Beuteltieren beiderlei Geschlechts am vorderen Rand der Schambeine

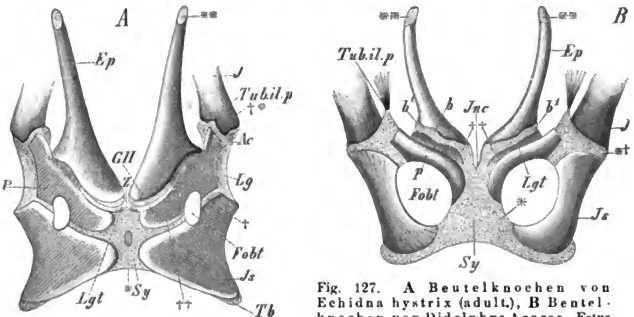


Fig. 127. A Beutelknochen von Echidna hystrix (adult.), B Beutelknochen von Didelphys Azarae, Fetus von 5,5 cm Länge. Allgemein gültige Bezeichnungen: *Ep* Epipubis (Os marsupiale), *Fobt* Foramen obturatum, *J* Ileum, *Js* Os ischii, *Lg* und *Lgt* Ligamente zwischen der Sockelpartie des Epipubis und dem Pubis, *P* Pubis, *Sy* Symphysis ischio-pubica, *Tub.il.p.* Tuberculum ileo-pectineum, ** Knorpelapophysen am vorderen Ende des Epipubis.

Spezielle Bezeichnungen auf Fig. 127 A: *GH* Gelenkhöhle zwischen dem Sockel der Beutelknochen (Epipubis) und dem Schambein, *Tb* knorpeliges Tuber ischii, *Z* zungenartiger Vorsprung am vorderen Schambeinrand, †*, †, †† Sutura ileo- und ischio-pubica.

Spezielle Bezeichnungen auf Fig. 127 B: *b* knorpeliger Sockel der Beutelknochen, *b'* äussere Ecke desselben, †† knorpelige, mit der Cartilago interpubica (Inc) zusammenhängende Ursprungsschenkel der Beutelknochen, * und *† Sutura ischio-pubica und ileo-ischiadica.

sich erhebenden Knochen, welche als **Beutelknochen (Ossa marsupialia)** bezeichnet werden. Sie verlaufen in mehr oder weniger divergierender Richtung nach vorn, liegen in den Wandungen der Unterbauchgegend eingeschlossen und dienen Muskeln zum Ursprung, resp. Ansatz.

Die Beutelknochen bilden einen integrierenden Bestandteil des Beckens und lassen sich bei jungen Beutlern in ihrem direkten Zusammenhang mit dem Symphysenknorpel deutlich nachweisen (Fig. 127 B). Ihre Abgliederung ist erst ein sekundärer Vorgang, und im Anschluss daran bildet sich dann ein richtiges Gelenk mit Kapsel und Höhle zwischen ihnen und

dem letzten Rest eines Ileum, mit welchem, wie aus der Genese ersichtlich ist, bei Halicore noch ein Ischium vereinigt ist. Bei dem fossilen Halitherium trat noch ein Femur und ein Acetabulum auf. Am Becken lassen sich noch ein Ileum, Ischium und Pubis unterscheiden.

Digitized by Google

dem vorderen Rand des Schambeines aus (Fig. 127 A). Es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass derjenige Abschnitt des Wirbeltierbeckens, welchen ich von Polypterus an durch die ganze Amphibien- und Reptilienreihe hindurch als Epipubis, bezw. als Processus epipubicus und Cartilago epipubica bezeichnet habe, als eine den Beutelknochen der Monotremen und Marsupialier vollkommen homologe Bildung zu betrachten ist (Wiedersheim) (vergl. Fig. 114, 116, 118, 121).

So kann das Epipubis als eines der zähesten und ausdauerndsten Skelettelemente der Wirbeltiere im allgemeinen bezeichnet werden, und von den Amphibien an erscheint dasselbe unter dem Gesichtspunkt eines die Bauchdecken stützenden und festigenden Apparates, welcher diese seine Funktion bei den Prototheria und Metatheria in Anpassung an die Brutpflege betätigt.

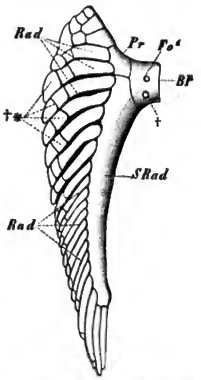


Fig. 128. Rechte Bauchflosse von Heptanchus, von der Ventralseite, *BP* Beckenplatte, *Fo*¹, † Nervenlöcher, *Pr* Propterygium, *Rad*, *Rad* Radien, welche bei †* sekundäre Abgliederungen zeigen, *S Rad* Stammradius s. Metapterygium.

9. Freie Gliedmassen.

Fische.

Nachdem ich auf die Entwickelung der freien Gliedmassen schon bei der Anlage des Schulter- und Beckengürtels eingegangen bin, erübrigt jetzt nur noch eine Skizze ihres anatomischen Baues. Ich werde dabei stets die Bauchflosse zuerst besprechen und mich nachher erst zur Brustflosse wenden.

Die **Selachier**[1]) besitzen das am reichsten gegliederte knorpelige Flossenskelett, und was die **Bauchflosse** anbelangt, so handelt es sich in der Regel um zwei Hauptstücke, welche mit dem Beckengürtel in Verbindung stehen, und welche nach der Peripherie zu eine verschieden grosse Zahl von gegliederten Knorpelstrahlen (Radien) tragen. Jene beiden Hauptstücke, das sogenannte Pro- und Metapterygium sind beide in phylogenetischer Hinsicht aus dem Zusammenfluss der proximalen Enden primitiver Körperstrahlen hervorgegangen zu denken. Das ontogenetisch und phylogenetisch jüngere Propterygium ist inkonstant. Je nachdem der Verwachsungsprozess erfolgt, wird es sich um Schwankungen in den Form- und Lageverhältnissen des Pro- und Metapterygiums handeln[2]), so

[1]) Bei Selachiern zeigen die Extremitäten in der Ontogenie in allen ihren Teilen die mannigfachsten Lageverschiebungen, und zwar in rostraler oder kaudaler Richtung. Auch kann es vorkommen, dass in einem und demselben Individuum zuerst eine Verschiebung in der einen und dann erst in der anderen Richtung zur Beobachtung kommt.

[2]) Über die im Bereich der Bauchflosse der Selachier auftretenden Begattungsorgane vergl. das Kapitel über den Urogenitalapparat.

Digitized by Google

dass diese beiden Basalstücke keinen streng typischen Charakter zeigen. Dies beweist auch die **Brustflosse** (Fig. 129), wo in der Regel noch ein drittes Stück, das sogenannte Mesopterygium, hinzukommt. Dieses Stück fällt unter denselben phylogenetischen Gesichtspunkt wie das oben bereits charakterisierte Propterygium. Auf die ausserordentlich zahlreichen Variationen — es können auch vier Basalia vorkommen — kann hier nicht näher eingegangen werden, und es mag genügen, auf die ungleich reichere, durch die wichtigere physiologische Funktion bedingte Gliederung der Brustflosse gegenüber der Bauchflosse aufmerksam zu machen. Bei beiden Flossen

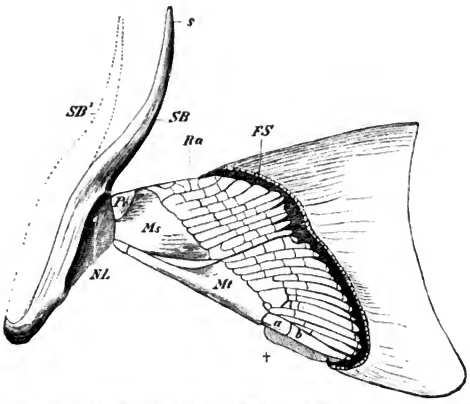


Fig. 129. Schultergürtel und Brustflosse von Heptanchus. *a*, *b* in der Achse des Metapterygiums liegende Radien, † jenseits der letzteren liegender Strahl (ein durch sekundäre Konkreszenz kleinerer Stücke entstandenes postaxiales Element), *FS* durchschnittene Hornfäden, *Pr*, *Ms*, *Mt* die drei Basalstücke der Flosse, das Pro-, Meso- und Metapterygium, *Ra* knorpelige Flossenstrahlen (Radien), *SB*, *SB*¹ Schultergürtel, bei *NL* von einem Nervenloch durchbohrt.

findet übrigens dadurch noch eine sehr bedeutende Oberflächenvergrösserung statt, dass sich an der Peripherie der Radien sogenannte Hornfäden (Fig. 129 *FS*) anschliessen.

Mit Ausnahme eines oder einiger weniger, jenseits der metapterygialen Achse fallender Knorpelstrahlen (Fig 129 †) gehen alle übrigen Knorpelstrahlen (*Ra*) nur auf einer Seite vom Meta- und Mesopterygium ab (uniserialer Typus).

Bei Rochen zeigt sich das Propterygium und in der Regel auch das Metapterygium stark entwickelt, und indem das Propterygium dem Rumpfe angeschlossen wird, erstreckt es sich mit seinem peripheren (vorderen) Ende so weit nach vorne, dass es mit dem Kopfskelett durch fibröse Stränge verbunden wird. Ja es kann sogar

Digitized by Google

zur Vereinigung der beiderseitigen Propterygien vor dem Cranium kommen.

Dipnoi.

Bei den Dipnoërn sind die Brust- und Bauchflossen prinzipiell nach einem und demselben Typus gebaut, jedoch weisen die letzteren auch hier etwas einfachere Verhältnisse (einfacherer Radiensaum) auf. Bei beiden unterscheidet man einen aus knorpeligen Gliedstücken bestehenden Haupt- oder Mittelstrahl, an den sich rechts und links eine grosse Zahl von ebenfalls gegliederten Nebenstrahlen anreihen, ohne dass man jedoch dabei von einer strengen Symmetrie sprechen kann. So entsteht das Bild eines Federbartes, und der Vergleich liegt um so näher, als sich in peripherer Richtung noch eine Menge dicht gedrängter Hornfäden anschliessen (Fig. 130). Das oberste (basale) Stück des Hauptstrahles („Zwischenstück"), welches keine Nebenstrahlen trägt, steht in Gelenkverbindung mit dem Schultergürtel. (Vergl. das Becken der Dipnoër.)

So handelt es sich also hier, im Gegensatz zu den Selachiern, und, wie ich gleich hinzufügen kann, zu den Ganoiden und Teleostiern, um einen zweireihigen oder biserialen Flossentypus[1]).

Die paarigen Flossen des Ceratodus sind nicht mehr nur blosse Schwimm- und Steuerorgane, sondern sie haben bereits begonnen, neuen Funktionen zu dienen, d. h. der Körper wird in der Ruhelage durch Anstemmen der Flossen leicht über den Boden erhoben.

Ganz ähnlich verhält es sich mit Protopterus, der auch wesentlich auf dem Grund des Wassers seiner Nahrung nachgeht. Auch hier erinnern die Funktionen der Flosse bereits an die Pentadaktylier, von welchen die Tritonen z. B. ihren Körper im Wasser nicht nur rudernd vorwärtsbewegen, sondern ihn mittelst ihrer Extremitäten in gewissen Ruhestellungen auch tragen.

Wenn man erwägt, dass bei der Ceratodusflosse distal von dem einzigen Gelenk der gewöhnlichen Knorpelfisch-Flosse noch ein neues Gelenk (bezw. eine neue Synarthrose) aufge-

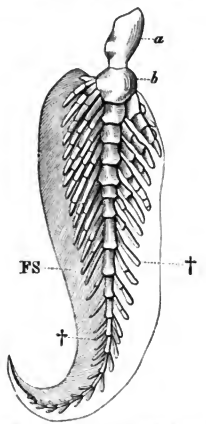


Fig. 130. Brustflosse von Ceratodus Forsteri. *a*, *b* die zwei ersten Gliedstücke des axialen Hauptstrahles, von welchen *a* das „Zwischenstück" repräsentiert, *FS* Hornfäden, welche nur auf einer Seite dargestellt sind, †† Nebenstrahlen.

[1]) Bei Ceratodus ist derselbe am deutlichsten ausgesprochen, während bei Protopterus und Lepidosiren sehr starke Rückbildungen vorliegen, so dass hier fast nur noch der gegliederte Mittelstrahl übrig geblieben ist (vergl. Fig. 73).

Dass übrigens auch noch in der Reihe der Selachier, und zwar sowohl bei erwachsenen Tieren, als in der Ontogenese (letzteres gilt z. B. für Heptanchus und Centrophorus) Spuren eines biserialen Typus, d. h. ein sogenannter „postaxialer Radienbesatz" vorkommen, wurde bereits in der Einleitung erwähnt.

Digitized by Google

treten ist, so liegt der Gedanke sehr nahe, dass auch eine Art von Kriechen, d. h. ein Vorwärtsschieben des Körpers auf dem Boden des Wassers, möglich sein könnte. Direkt beobachtet ist dies aber nicht.

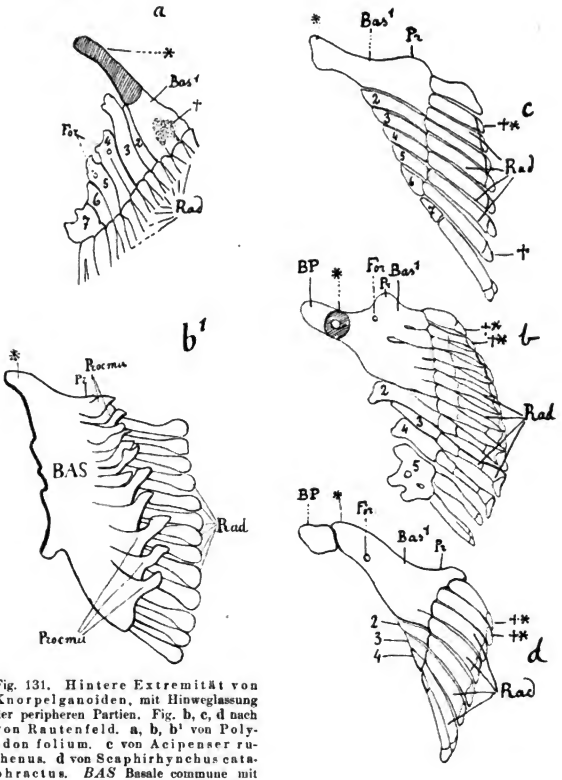


Fig. 131. Hintere Extremität von Knorpelganoiden, mit Hinweglassung der peripheren Partien. Fig. **b**, **c**, **d** nach von Rautenfeld. **a**, **b**, **b**¹ von Polyodon folium. **c** von Acipenser ruthenus. **d** von Scaphirhynchus cataphractus. *BAS* Basale commune mit 13 Processus musculares (*Procmus*), *Bas*¹ vorderstes (proximales) Basale, von welchem sich in Figur **b** und **d** eine Beckenplatte *BP* abgegliedert hat. *Pr* Propterygium (?) (Praepubis?), *Rad* Radien, †* sekundäre Radien, * proximalwärts sich erstreckender Fortsatz von *Bas*¹, † von Gallert erfüllter Hohlraum in *Bas*¹, 2—7 die weiter nach hinten (distalwärts) liegenden Basalia, z. T. von Nervenlöchern (*For*) durchbohrt.

Digitized by Google

Über gewisse, im Bereich der hinteren Extremitäten von Lepidosiren paradoxa (Männchen) zur Zeit der Fortpflanzung auftretende Papillen s. später.

Ganoiden.

Bei Ganoiden charakterisiert sich die Architektur des Flossenskeletts durch eine geringere Zahl und im allgemeinen auch durch ein geringeres Volumen der primitiven Radien, als bei Selachiern.

Dazu treten aber nun, ganz ähnlich wie am Schultergürtel und am Schädel, sekundäre, von der Haut ausgehende Knochenbildungen, welche sich in gegliederter oder ungegliederter Form auf beiden Flächen der Flosse entwickeln und zur Ergänzung, d. h. zur Vergrösserung des primären Flossenskeletts dienen.

Bei den Knochenganoiden nennt man sie „Flossenstrahlen", und stets sind dieselben am Vorderrand der Flosse

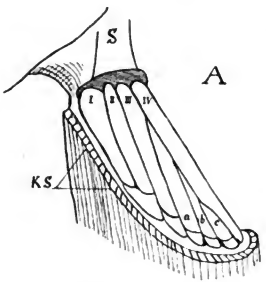


Fig. 132. **A** Linke Brustflosse von Spatularia. Dieselbe ist nach aussen gedreht und weit herabgezogen.

B Linke Brustflosse von Amia, nach abwärts geschlagen, von der Dorsalseite gesehen. *a—g* Radien, welche von der Berührung mit dem Schultergürtel ausgeschlossen und mit dem hinteren Randstrahl *III* bezw. *IV* in Verbindung stehen, *I, II, III, IV* knorpelige Radien, welche mit dem Schultergürtel *S* in Verbindung treten, *KS* zurückgeschnittene Knochenstrahlen.

mächtiger entwickelt, als am hinteren. Der vorderste, der sogenannte Randstrahl gelangt mit dem anstossenden Knorpel des primären Flossenskeletts in engste Verbindung, oder er tritt, den Knorpel gänzlich unterdrückend, an dessen Stelle. Ersteres gilt für die Sturionen, letzteres für Amia und Lepidosteus.

Was zunächst die **Bauchflosse** der Knorpelganoiden anbelangt, so können die primitiven Knorpelradien bald in geringerer, bald in grösserer Zahl mit ihren proximalen Enden zu einem Basale verwachsen, das von Nervenlöchern durchbohrt sein, und von welchem sich eventuell noch eine höchst primitive Beckenplatte abgliedern kann (Fig. 131, **a—d**). Ob jenes Basale dem Metapterygium der Selachier gleich zu erachten ist, mag dahingestellt bleiben: wichtiger erscheint mir zu betonen, dass man, streng genommen, dabei von keinem „Hauptstrahl", welchem man Nebenstrahlen gegenüberstellen könnte, reden kann, denn das Basale ist polymeren Ursprungs und stellt nichts anderes dar als ein Multiplum vorher, d. h. onto-, bezw. phylogenetisch getrennter Einzelstrahlen.

Digitized by Google

Die **Brustflosse** der Knorpelganoiden zeigt die ursprünglichen Verhältnisse schon etwas verwischt; gleichwohl aber besteht auch sie aus einer, bei verschiedenen Formen verschieden grossen Zahl von Knorpelstrahlen. Vier erreichen bei Polyodon folium (Spatularia), fünf bei Acipenser ruthenus den Schultergürtel, während drei davon ausgeschlossen werden und zwischen den dritten und vierten Strahl zu liegen kommen (Fig. 132).

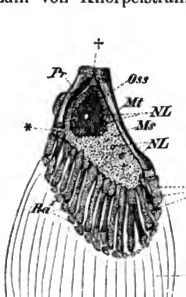


Fig. 133. Brustflosse von Polypterus. *Fs* Flossenstrahlen, *Mt* und *Pr* stellen knöcherne Randstrahlen, *Ms* den von letzteren umschlossenen, mittleren Bezirk mit einem Ossifikations-Herd (*Oss*) dar, *Nl*, *Nl* Nervenlöcher, *Ra*, *Ra*¹ Radien erster und zweiter Ordnung. Bei † stossen die knöchernen Randstrahlen zusammen und schliessen den mittleren Bezirk von der Schulterpfanne aus (vergl. Fig. 132 B).

Bei Amia (Fig. 132 **B**), wo die zwei starken Randstrahlen proximalwärts stark konvergieren, erreicht ausser ihnen nur noch ein einziger Strahl den Schultergürtel, und an diese Verhältnisse schliesst sich die hoch entwickelte, seitlich von je einem starken Flossenstrahl flankierte Brustflosse von Polypterus an[1]).

Was die Bauchflosse von Polypterus und den übrigen Knochenganoiden betrifft, so lässt sie sich ohne weiteres auf diejenige der Knorpelganoiden zurückführen, und wenn auch ihre Entwickelungsgeschichte nicht bekannt ist, so kann man doch mit Sicherheit annehmen, dass z. B. das Basale von Polypterus aus der Konkreszenz einer grösseren Zahl ursprünglich getrennter primitiver Radien hervorgegangen ist. Es handelt sich also bei der Bauchflosse der Knochenganoiden den Sturionen gegenüber um eine starke Reduktion der Radienzahl.

Teleostier.

Bei Teleostiern hat die eben betonte Rückbildung an der Bauch- und Brustflosse, bezw. das stets gesteigerte Zurücktreten des Knorpelskeletts dem sekundären (Knochen-) Skelett gegenüber noch grössere Fortschritte gemacht, doch kann hier nicht weiter darauf eingegangen werden, und ich verweise auf pag. 202—204 und die dort gegebenen Abbildungen meines Lehrbuches (II. Aufl.) der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (vergl. auch Fig. 105). Über die funktionellen Anpassungen der Bauchflosse vergl. J. Fiebiger.

[1]) Alle an die Polypterus-Brustflosse geknüpften Spekulationen können so lange zu keinem befriedigenden Resultate führen, bis an der Hand der Entwickelungsgeschichte ein sicherer Einblick in die morphologische Bedeutung jenes Skelettabschnittes, den ich auf der Fig. 133 als mittleren Bezirk (*Ms*) bezeichnet habe, gewonnen sein wird. Sollte sich jener aber auch ontogenetisch nicht mehr als aus einem Komplex ursprünglich getrennter Radien hervorgegangen erweisen, so beweist dies noch lange nicht, dass dies nicht in der Phylogenese einst der Fall war.

Digitized by Google

Allgemeine Betrachtungen über die Gliedmassen der höheren Wirbeltiere.

So leicht sich auch das Flossenskelett sämtlicher Hauptgruppen der Fische auf einen Grundtypus zurückführen lässt, so schwierig erscheint von hier aus die Anknüpfung an die Extremitäten der Amphibien. Zwischen beiden scheint eine tiefe, auf die verschiedenen Lebensbedingungen zurückzuführende Kluft zu existieren, und eine sichere Antwort auf die Frage: wie ist aus der nur für das Wasser eingerichteten Flosse die Gliedmasse eines luftatmenden, für die Bewegung auf dem Lande bestimmten Wirbeltieres, eines Urlurchs, entstanden? — ist vorderhand nicht möglich. Ob die Lösung dieses kardinalen Problems in befriedigender Weise durch künftige paläontologische Forschungen zu erwarten steht, muss die Zukunft lehren.

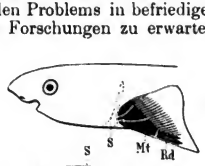


Fig. 134.

Fig. 134. Schematische Darstellung der Lagebeziehungen der freien Extremität zum Rumpf bei Fischen (A) und den höheren Wirbeltieren (B). *H* Humerus, *Mt* Metapterygium mit Radien (*Rd*), *Rd* (in Fig. B) = Radius, *S* Schultergürtel, *Ul* Ulna.

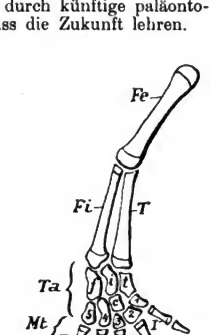


Fig. 135.

Fig. 135. Hintere Extremität eines Molches (Spelerpes fuscus). *Dg* Digiti mit den Phalangen *Ph*, *Ph*, *Fe* Femur, *Fi* Fibula, *Mt* Metatarsus mit seinen fünf Strahlen *I—V*, *T* Tibia, *T* Tarsus, welcher aus dem Centrale *c*, dem Intermedium *i*, dem Tibiale *t*, dem Fibulare *f* und dem Tarsale *1—5* besteht.

Eines aber lässt sich doch mit einiger Wahrscheinlichkeit behaupten, nämlich das, dass das Extremitäten-Skelett der terrestrischen Tiere, das sogen. Chiropterygium, vom Ichthyopterygium der Knorpelfische aus seine Entstehung genommen hat. Ob und wieweit aber die einzelnen Gliedmassenknochen beider Gruppen aufeinander zurückgeführt werden können, wie also aus der als einfacher Hebel fungierenden Flosse bei der terrestrischen Extremität ein System von Hebeln geworden ist, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden.

Die vorderen Extremitäten der pentadaktylen Wirbeltiere dienen im wesentlichen zum Ziehen, die hinteren zum Schieben, und darauf beruht eine Stellungsänderung der Extremitäten zum Rumpf, bezw. eine feste Verbindung des Beckens mit der Wirbelsäule,

Digitized by Google

sowie eine Stellungsänderung von Oberarm und Vorderarm, von Oberschenkel und Unterschenkel zueinander. (Winkel nach vorne, Winkel nach hinten offen!) Ein weiterer Unterschied besteht zwischen Hand- und Fussstellung, sowie zwischen Fingern und Zehen, und all dieses beruht auf funktionellen Anpassungen, die sich bereits bei Amphibien anbahnen und bei höheren Vertebraten, wo die vordere Extremität eventuell zu einem Greiforgan wird, noch ungleich mehr an Bedeutung gewinnen, sodass die Differenzen zwischen vorderer und hinterer Extremität immer schärfer hervortreten.

Für alle über den Fischen und Dipnoërn stehenden Wirbeltiere gilt ein gemeinsamer Grundtypus des freien Gliedmassenskelettes und zwar sowohl an der vorderen, wie an der hinteren Extremität.

Stets handelt es sich um eine Gliederung in vier Hauptabschnitte, die man einerseits als Oberarm (Humerus), Vorderarm (Antibrachium), Handwurzel (Carpus) und Hand (Manus), andererseits als Oberschenkel (Femur), Unterschenkel (Crus), Fusswurzel (Tarsus) und Fuss (Pes) bezeichnet. Während der dem Metapterygium entsprechende Oberarm oder Oberschenkelknochen stets unpaar ist, so dass also stets nur ein einziges Basalstück mit dem Gliedmassengürtel sich verbindet, treten im Vorderarm wie im Unterschenkel zwei Knochen auf. Die ersteren heissen Radius und Ulna, die letzteren Tibia und Fibula. Auch die Hand und der Fuss zerfallen in zwei Abschnitte, in die Mittelhand und den Mittelfuss (Metacarpus, Metatarsus), sowie in die aus den sogen. Phalangen bestehenden Finger und Zehen (Digiti).

Die beiden oberen (proximalen), sowie der unterste (distale) Abschnitt derExtremitäten bestehen aus mehr oder weniger langen, zylindrischen Knochen, die wegen ihres durch die ganze Wirbeltier-Reihe hindurch prinzipiell gleichartigen Verhaltens weniger Interesse bieten als das stark variierende Hand- und Fusswurzelskelett. Gleichwohl ist auch für diese beiden ein Grundtypus festzustellen, und zwar folgender: Es handelt sich stets um einen aus kleinen Stückchen bestehenden Knorpel- oder Knochenkomplex. Um ein Os centrale, das auch doppelt vorhanden sein kann, liegt ein Kranz von weiteren Stücken, unter welchen man drei proximale und eine wechselnde Anzahl (4—6) distale unterscheiden kann. Erstere werden wegen ihrer Lagebeziehungen zu den Knochen des Vorderarmes, resp. des Unterschenkels als Radiale (Tibiale), Ulnare (Fibulare) und als Intermedium, letztere als Carpalia, resp. Tarsalia I—VI (sensu strictori) unterschieden. Dabei wird von der radialen, beziehungsweise von der tibialen Seite aus gezählt.

Amphibien.

Über die Deutung der einzelnen Karpal- und Tarsal-Elemente der Amphibien gehen die Meinungen noch stark auseinander, und aus diesem Grunde habe ich vorläufig noch die früheren Zahlen und Bezeichnungen beibehalten. In der Fussnote finden sich einige Notizen über die neuere Auffassung[1]).

[1]) Das als Karpale und Tarsale 1 bezeichnete Stück soll einem Karpale, resp. Tarsale praepollicis, resp. praehallucis, d. h. dem Träger eines Skelettelementes ent-

Digitized by Google

Bei Urodelen wie bei Anuren trägt die Hand in der Regel nur 4 (d. h. 1—4), der Fuss dagegen 5 Finger (Zehen). Dazu können noch Spuren eines Anhanges kommen, den man als „sechste Zehe“ bezeichnet. Bei den Urodelen entspricht das Hand-, bezw. Fuss-Skelett im allgemeinen dem Verhalten, welches auf Fig. 135

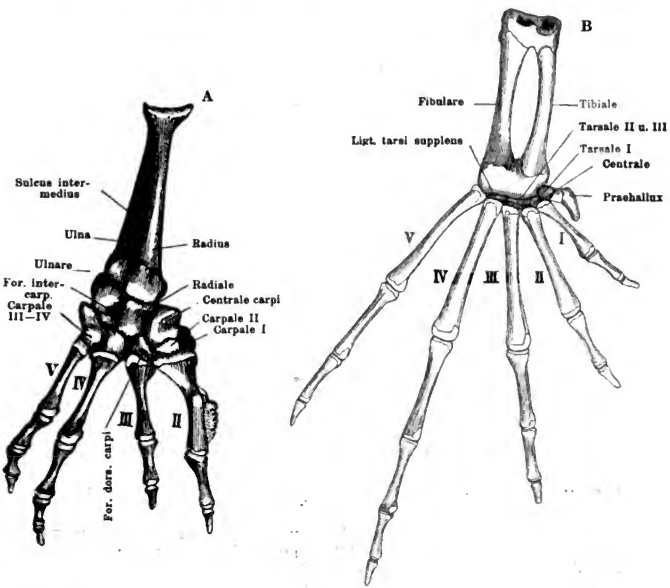


Fig. 136 A. Vorderarm und Hand von Rana esculenta. ♂ Rechte Extremität. Dorsalseite. Vergrössert. B Rechter Fuss von Rana esculenta. Dorsalseite. 2mal nat. Grösse. Beide Figuren nach E. Gaupp.

dargestellt ist, doch kann es auch zu Verschmelzungen einer grösseren oder kleineren Zahl von Karpalia oder Tarsalia kommen. Ähnliches gilt auch für die Anuren, doch verschmelzen hier auch noch Radius

sprechen, welches früher radial-, bezw. tibialwärts vom Daumen (grosse Zehe) lag, und von dem sich da und dort in der Tierreihe mehr oder weniger deutliche Spuren erhalten haben, wovon später noch die Rede sein wird. Auch im Anuren-Karpus wird neuerdings das früher als Naviculare bezeichnete Stück als Karpale praepollicis gedeutet; im Tarsus findet sich ein homologes Stück, welches mit dem Praehallux korrespondiert. — Das im Urodelen-Karpus und -Tarsus als Karpale 2, bezw. Tarsale 2 benannte Stück wird als Träger von zwei Mittelhand- und Mittelfussknochen als Basale commune bezeichnet.

Digitized by Google

und Ulna. Das Intermedium ist bei Anuren weder im Karpus noch im Tarsus mit Sicherheit mehr nachzuweisen, und die Unterschenkelknochen sind zu einem Stück verwachsen. Tibiale und Fibulare sind zu zwei langen zylindrischen Knochen ausgewachsen, und diese, sowie auch die Länge der hinteren Extremität überhaupt, stehen in Korrelation mit der Umbildung der hinteren Extremität zu einem Sprungorgan.

Fig. 137. Pterodactylus, nach Goldfuss. (Das Handskelett ist korrigiert.) Der lang gestreckte Finger stand mit der Flughaut in Verbindung.

In der distalen Reihe des Karpus legen sich bei Anuren ursprünglich noch vier diskrete Stücke an, doch kann es durch sekundären Zusammenfluss zu einer Verminderung dieser Zahl kommen. In seltenen Fällen ist noch ein fünftes Karpale vorhanden.

In der distalen Tarsus-Reihe erscheinen das Tarsale II und III als die konstantesten Elemente, doch können auch diese zusammenfliessen. Tarsale IV und V sind in der Regel durch eine Bandmasse ersetzt. Die Metatarsalknochen, sowie die Phalangen, zwischen welchen sich die Schwimmhaut ausspannt, sind bei Anuren sehr lang und schlank[1]).

Reptilien.

Während viele Reptilien (Saurier, Krokodile, Chelonier) bei der Fortbewegung zwischen der ventralen Rumpffläche und dem

[1]) Die fusslosen Lurche (Gymnophionen) besitzen in der Embryonalzeit noch äusserlich sichtbare Extremitäten-Anlagen, die sich später wieder zurückbilden.

Über den Karpus und Tarsus fossiler Amphibien, z. B. der Stegocephalen, ist nicht viel bekannt. Da wo sie erhalten sind, stimmen sie im allgemeinen mit dem Ver-

Digitized by Google

Boden einen nur geringen Abstand halten, kommen doch auch Formen vor, wo die Gliedmassen schon als höher organisierte Stützapparate fungieren. Dies beweisen z. B. gewisse fossile Formen, bei welchen, wie z. B. bei den Dinosauriern, die Ortsbewegung wesentlich oder allein durch die hintere Extremität geleistet wurde (Allosaurus, Compsognathus). Dadurch wurde die vordere Gliedmasse mit anderen Leistungen betraut, wie dies auch für die Pterosaurier gilt, von welchen später noch die Rede sein wird. (Vergl. auch die zu einem Flugorgan in anderer Art umgebildete Vordergliedmasse der Vögel.)

Fig. 138.

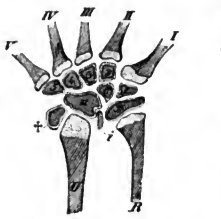


Fig. 139.

Fig. 140.

Fig. 138. Karpus von Emys europaea, rechte Seite von oben. *I—V* die fünf Metakarpen, *i* Intermedium, *R, U* Radius und Ulna, *r, c* Radiale und Centrale zusammengeflossen, *u* Ulnare, *1—5* die Karpalia, wovon *4* und *5* miteinander verschmolzen sind, † und * ein am ulnaren und radialen Rand gelegenes Skelettstück, (Andeutung eines sechsten und siebenten Strahles), * entspricht dem † auf Fig. 134 und 135, d. h. einem Pisiforme.

Fig. 139. Karpus von Lacerta agilis, linke Seite von oben. *c* Centrale, *I—V* die fünf Metakarpen, *i* Intermedium, *r* Radiale, welches bei Embryonen noch aus zwei Elementen besteht. Das radialwärts gelegene ist das Karpale des Praepollex, *U, R* Ulna, Radius, *u* Ulnare, *1—5* die fünf Karpalia, † Rest eines reduzierten Strahles (Pisiforme).

Fig. 140. Karpus von Alligator lucius (junges Tier), rechte Seite von oben. *C* Centrale, *I—V* die fünf Metakarpen, *R, U* Radius, Ulna, *r* Radiale, *u* Ulnare, *1—5* die fünf noch nicht ossifizierten Karpalia, wovon *1* und *2*, sowie *3, 4* und *5* je zu einem Stück zusammengeflossen sind, † Rest eines reduzierten Strahles (Pisiforme).

Wie im Schulter- und Beckengürtel, so schliessen sich die Chelonier auch in ihrem Karpusbau am nächsten an die Urodelen an[1]); allein eine Einigung bezüglich der Deutung der einzelnen Ele-

halten rezenter Formen überein. Eine eigentümliche Erscheinung sind gewisse, bald an der radialen, bald an der ulnaren Seite des Humerus auftretende Kanäle, welche dem Nervus radialis, bezw. dem Nervus medianus und der Arteria brachialis zum Durchtritte dienen. Sie finden sich schon bei manchen Stegocephalen (Stereorhachis und Bothriops), dann aber in viel reicherer Verbreitung bei zahlreichen rezenten und fossilen Reptilien. Solchen Foramina supracondyloidea begegnet man auch bei vielen Säugetieren.

[1]) Dies gilt in erster Linie für Chelydra serpentina, deren Karpus sogar ein doppeltes Centrale besitzt. Letzteres kommt übrigens auch noch Hatteria und dem fossilen Proterosaurus zu. Auch bei Emys lutaria Marsili, Emydura Krefftii, Trachemys elegans u. a. sind mehr oder weniger deutliche Spuren eines doppelten Centrale nachzuweisen. Die Zahl der Centralia scheint übrigens Schwankungen unterliegen zu können; so können z. B. bei Hatteria bisweilen drei Centralia auftreten

Digitized by Google

mente ist bis dato noch nicht erzielt. Ähnliches gilt auch für die Saurier, allwo Hatteria einen sehr primitiven Karpusbau aufweist; derselbe hat vieles mit demjenigen der Chelonier gemein (vergl. die Anmerkung).

Bei allen Reptilien sind meist fünf Finger, resp. Zehen ausgebildet, doch kommen auch Reduktionen vor. Finger und Zehen sind in ihren Einzelgliedern viel beweglicher als bei Amphibien.

Die Krokodilier haben sich, wie dies auch für die Saurier gilt, in ihrem Karpus- und Tarsusbau von der Ausgangsform weiter entfernt als Hatteria und die Chelonier. Wie bei den Anuren, so fehlt auch bei den Krokodiliern jede Spur eines Intermediums. Sie besitzen in der proximalen Karpalreihe zwei sanduhrförmige Knochen, wovon der eine, grössere, als Radiale, der andere, kleinere, als Ulnare zu deuten ist. Seitlich von diesem existieren

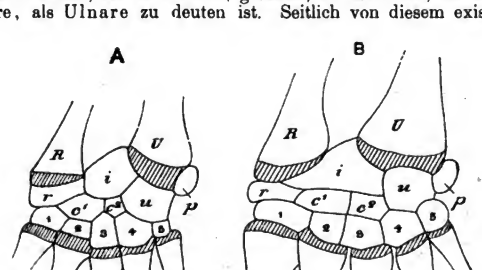


Fig. 141. Karpus von Hatteria (Sphenodon) punctata (A) und Emydura Krefftii (B). Nach G. Baur. c^1 radiale centrale, c^2 ulnare centrale, *I—V* erster bis fünfter Metakarpus, *i* intermedium, *p* ulnares Sesamoid (Pisiforme), *R* Radius, *r* radiale, *U* Ulna, *u* ulnare, *1—5* Karpalia.

auch hier die Spuren eines sechsten Fingers. Das Centrale liegt am radialen Rand, und die distale Reihe der Karpalia tritt gegen die proximale stark in den Hintergrund. Der vierte und fünfte Finger erscheinen den übrigen Fingern gegenüber stark reduziert[1]).

Von Interesse ist das Handskelett der fossilen Flugsaurier, bei denen der vierte, bezw. fünfte (ulnare) Finger sich zu einem langen, vielfach gegliederten Stab verlängerte, welcher zur Ausspannung der Flughaut diente (Pterodactylus, Rhamphorhynchus phyllurus).

Die an Elementen sehr reiche Enaliosaurierflosse (Ichthyosaurus etc.) mit stark verkürzter Ulna und Radius (karpusähnliche

[1]) In der Reihe der schlangenähnlichen Saurier gehen die rudimentären Gliedmassen ihrer ursprünglichen lokomotorischen Aufgabe verlustig, und die Fortbewegung wird vom Rumpf selbst vollzogen. Die Rückbildung der Extremitäten geht stets vom Handskelett, beziehungsweise vom Fussskelett aus und schreitet dann proximalwärts fort, bis schliesslich ein fast gänzlicher Verlust der Gliedmassen eintritt (Blindschleichen, Amphisbaenen, fast alle Schlangen).

Digitized by Google

Stücke) ist als eine nach mancher Richtung hin sekundär abgeänderte Bildung, welche in der Cetaceenflosse ihre Parallele findet, zu betrachten (Konvergenzerscheinung).

Die Tibia beginnt schon in der Reihe der Reptilien allmählich das Übergewicht über die Fibula zu erlangen, d. h. sie bildet sich zum wichtigeren Stützelement heraus.

Der Tarsus, zumal in seinem proximalen Abschnitt, erfährt bei allen Reptilien durch vielfache Verschmelzung der Einzelstücke eine überaus starke Reduktion und leitet allmählich zum Vogeltypus hinüber.

So können bei Schildkröten (Fig. 142) und Sauriern (Fig. 143) alle Stücke der proximalen Reihe zu einer Knochenmasse zusammenfliessen, welche bei Schildkröten einem Tibiale, Fibulare und einem Centrale entspricht. Bei Sauriern lässt sich ein Centrale tarsi nicht einmal mehr ontogenetisch nachweisen. Die Anlage eines

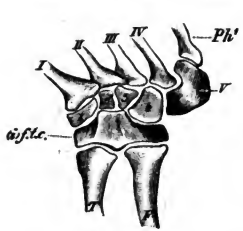


Fig. 142.

Fig. 143.

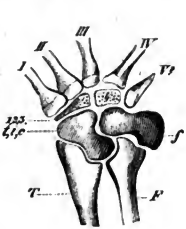


Fig. 144.

Fig. 142. Tarsus von Emys europaea, rechte Seite von oben. *F* Fibula, *I—V* die fünf Metatarsalia, (*i*)*f.t.c.* die zu einem Stück vereinigten Tarsalia (Intermedium [?], Fibulare, Tibiale, Centrale) der ersten Reihe, *1—4* Tarsalia der zweiten Reihe, *Ph'* erste Phalanx des fünften Fingers, *T* Tibia.

Fig. 143. Tarsus von Lacerta muralis, rechte Seite von oben. *F* Fibula, *I—V* die fünf Metatarsen, *T* Tibia, *t, f, i, c* der einem Tibiale, Intermedium und Centrale entsprechende Knochen der proximalen Reihe, *3—5* die drei Tarsalia der distalen Reihe, † Sesambein (Anlage eines sechsten Strahles im Tarsus der Ascalaboten).

Fig. 144. Tarsus vom Krokodil, rechte Seite von oben. *F* Fibula, *f* Fibulare (Calcaneus), *I—IV* erster bis vierter Metatarsus, *T* Tibia, *t, i, c* das zu einem Astragalus vereinigte Tibiale, Intermedium und Centrale, *V?* Tarsale und Metatarsale 5, *1—3* erstes bis drittes Tarsale, zu einem Stück zusammengeflossen, *4* viertes Tarsale.

sechsten Strahles ist auch hier vorhanden. Über den Verbleib des Intermediums ist nichts bekannt, es hat seine Selbständigkeit eingebüsst.

In der zweiten Reihe legen sich bei Reptilien drei bis vier diskrete Tarsalia an, die aber z. T. unter sich (Schildkröten) verwachsen können, so dass sich der Fuss immer mehr im Intertarsalgelenk bewegt (vogelähnliches Verhalten). Hierher gehören auch fossile Formen, z. B. die Dinosaurier.

Bei Krokodiliern liegen in der proximalen Tarsalreihe zwei Knochen, wovon der eine einem Tibiale, Intermedium und Centrale, der andere einem Fibulare entspricht. Ersterer wird

Digitized by Google

als Astragalus, letzterer, an welchem sich hier zum erstenmal in der Tierreihe ein Fersenhöcker entwickelt, als Calcaneus bezeichnet. In der distalen Reihe legen sich ursprünglich vier kleine Knorpel an, die aber später teilweise unter sich zusammenfliessen.

Eine in der Embryonalzeit auftretende Hyperphalangie der Krokodilhand weist auf alte Formen zurück, welche eine Ruderflosse besessen, d. h. welche ein schwimmendes Dasein geführt haben müssen. Diese Erscheinung findet ihre Parallele in der Hand vieler Wale, wo es sich ebenfalls um sekundär erworbene Anpassungen handelt. Auch bei Fledermäusen und Vögeln wurde in der Embryonalzeit eine Anlage von mehr Phalangen nachgewiesen, als später zur definitiven Ausbildung kommen.

Vögel.

Infolge des Umstandes, dass die Vorderextremität der Vögel aus einem Gehwerkzeug zu einem Flugapparat geworden ist, verliert sie in ihrem peripheren Abschnitt ihre ursprünglichen Charaktere und erleidet Rückbildungen. Humerus und Antibrachium (und hier vor allem die Ulna) dagegen, wie auch der ganze Schultergürtel zusamt dem Brustbein erfahren durch ihre Beziehungen zum Fluggeschäft eine ausserordentliche Entwickelung, strecken sich in die Länge und treten bei guten Fliegern der Hinterextremität gegenüber, welche zu einem Träger der gesamten Körperlast geworden ist, in den Vordergrund (Fig. 145). Eine Ausnahme von dieser Regel machen die Laufvögel, bei denen die Vorderextremität ein regressives Verhalten zeigt. Bei den Pinguinen ist sie zu einem Schwimmorgan geworden.

Beziehungen zwischen der Grösse der Flügelflächen und dem Körpergewicht verschiedener Vogelarten. Nach R. v. Lendenfeld[1]).

Vögel	Gesamtgewicht des Körpers in Gramm	Gesamtfläche der Flügel in Quadratzentimetern	Auf 1 Gramm Körpergewicht kommen Quadratmillimeter Flügelfläche
Albatros	12000	8000	67
Trappe	9600	5937	62
Seeadler	5000	7937	160
Storch	2265	4506	199
Silbermöve	1035	2380	230
Krähe	595	1286	216
Taube	293	608	207
Lachmöve	197	662	336
Segler	33,5	144	430
Sperling	28	76	200
Schwalbe	18	110	611

Aus der Tabelle erhellt, dass das Verhältnis der Flügelfläche zum Körpergewicht kein konstantes, sondern ein ungemein schwankendes ist. Die in den Unterschieden der Verhältniszahlen zum Ausdruck kommenden Schwankungen stehen im grossen und ganzen zu der

[1]) Naturw. Wochenschr. N. F. III. Bd. Nr. 60. 1904.

Digitized by Google

Grösse (Schwere) der Tiere in Beziehung und zwar so, dass im allgemeinen die Flügel (relativ) um so grösser sind, je kleiner und leichter das Tier ist, dem sie angehören.

Dass jene Verhältniszahl keineswegs regelmässig und stetig mit abnehmendem Körpergewicht zunimmt, beruht wohl darauf, dass die Flugart bei verschiedenen Vögeln verschieden ist (Flatter- und Segelflieger).

Was den Bau des Vogelkarpus betrifft, so finden sich darin noch wenigstens sieben Elemente. In der proximalen Reihe liegen ein

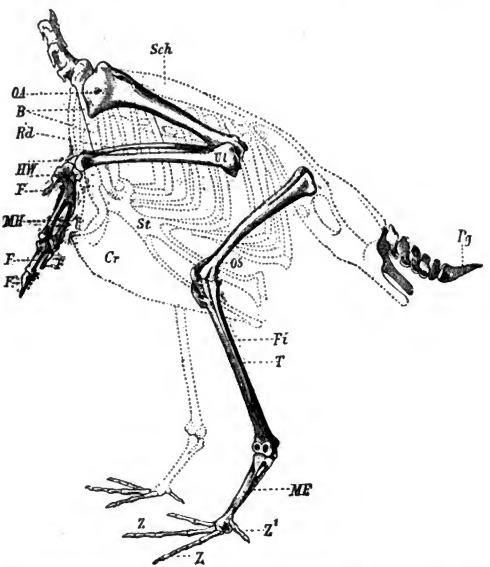


Fig. 145. Gliedmassen und Schwanzskelett eines Vogels (Karinate). Das Rumpfskelett ist durch Punkte angedeutet. *F*, *F* Finger, *Fi* Fibula, *HW* Handwurzel, *MF* Mittelfuss, *MH* Mittelhand, *OA* Oberarmknochen, *Os* Oberschenkel, *Py* Pygostyl, *R* Rabenschnabelbein (Korakoid), *Rd* Radius, *Sch* Schulterblatt, *St* Sternum mit Crista (*Cr*), *T* Tibia, *Ul* Ulna, *Z*, *Z'* Zehen.

Intermedio-radiale und ein Centro-ulnare, von welchen jedes in früher Embryonalzeit noch geteilt ist. Auch in der distalen Reihe figurieren zwei freie Elemente, von welchen das eine (Karpale 2 + 3) offenbar aus zweien zusammengeflossen ist. Das andere Stück entspricht einem Karpale 4. — Es kommen vier deutliche Metakarpalia zur Anlage, und zwar scheinen dieselben ihrer Reihenfolge nach viel

Digitized by Google

eher dem II, III, IV und V als dem I, II, III und IV zu entsprechen. Das V. Metakarpale ist nur in frühen Stadien ein freies Element und verschmilzt schliesslich mit Metakarpale IV (Fig. 146).

Die distalen Karpalia fliessen später mit den Metakarpen und letztere selbst wieder mehr oder weniger (wie namentlich mit ihren proximalen Enden) unter sich zusammen. Die rudimentären Fingerbesitzen nur eine geringe Zahl von Phalangen.

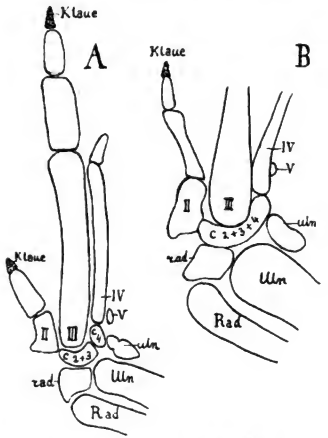


Fig. 146 **A** und **B**. Karpus des Embryo von Sterna Wilsonii nach V. L. Leigthon. **A** Stadium der beginnenden Ossifikation. **B** Stadium gerade vor dem Ausschlüpfen. *c 2+3* Karpale 2+3, *c 4* Karpale 4, *II—V* zweites bis fünftes Metakarpale, von denen im Stadium **B** vier und fünf bereits miteinander verschmolzen sind, *Rad* Radius, *rad* Intermedio-Radiale, *Uln* Ulna, *uln* Centro-ulnare.

Fingerkrallen, welche noch an allen drei Endphalangen der Archaeopteryx sassen, finden sich bei rezenten Vögeln nur noch ausnahmsweise, und zwar meist am Daumen, seltener am Zeigefinger oder auch noch am dritten (vierten) Finger (Struthionen, Chionis, Megapodius und Embryonen verschiedener rezenter Vögel [vergl. Sterna, Fig. 146])[1].

Die schon bei Reptilien mehr und mehr zur Geltung kommende Reduktion der Fusswurzelknochen erreicht bei den Vögeln ihr Maximum. Beim Embryo besteht der Tarsus noch aus drei Stücken, zwei kleineren, proximalen (Tibiale und Fibulare), und in der Regel noch aus einem breiten, distalen Stück, welches dem Tarsale 1—5 entspricht. In manchen Fällen, z. B. beim Pinguin, legen sich in der distalen Tarsusreihe noch vier diskrete Stücke an.

Das Tibiale und Fibulare verwachsen später mit dem distalen Ende der Tibia, das distale Stück dagegen mit den Basen der Metatarsen, so dass also der Fuss des erwachsenen Vogels gar keine getrennten Tarsalia mehr besitzt. Gleichwohl aber

[1]) In dieser Beziehung ist besonders erwähnenswert die sehr primitive, in mancher Hinsicht (Schultergürtel, Sternum) an die Lacertilier erinnernde, zur Gruppe der brasilianischen Schopfhühner gehörige Form: Opisthocomus cristatus.

Während bei anderen Vögeln, wie z. B. Vanellus cayennensis, die sogenannten Flügelsporen ohne Gelenk, d. h. fest verwachsen der Unterlage aufsitzen, sind bei Opisthocomus cristatus (im Jugendstadium) die Krallen am ersten und zweiten Finger beweglich mit dem Endglied verbunden. Daraus resultiert die Fähigkeit der Schopfhühner, sich ihrer Flügelkrallen, wie dies auch von der Archaeopteryx angenommen wird, beim Klettern zu bedienen — der einzige bekannte Fall bei rezenten Vögeln! — (Göldi).

Digitized by Google

darf man sagen, dass er sich, wie bei Cheloniern und Sauriern, im Intertarsalgelenk bewegt. Es durchläuft also der Vogelfuss in der Ontogenese das oben schon angedeutete Reptilienstadium.

Der Anlage nach sind fünf wohlgesonderte Metatarsen vorhanden, später aber, nachdem sie zum grössten Teil miteinander zum „Laufknochen" verwachsen sind, weisen nur noch einige Spalten und Einsenkungen am proximalen und distalen Ende auf die frühere Trennung zurück. Besonders deutlich ist die frühere Trennung noch zu erkennen bei Pinguinen (Eudyptes chrysocome).

Die Zahl der Zehen sinkt bei Vögeln auf vier, drei oder gar, wie bei Straussen, auf zwei herab.

Die Fibula, welche stets nur einen rudimentären Knochensplitter darstellt, ist mit der starken Tibia mehr oder weniger verwachsen und erreicht bei erwachsenen Vögeln nie den Tarsus[1]).

Säuger.

Bei Säugern bleibt die vordere Extremität entweder im Zustand eines einfachen Gehwerkzeuges, oder sie wird unter viel schärferer Individualisierung der Knochen des Vorderarmes zu einem Greif-, Flug-, Grab- oder Ruderorgan, findet also eine ungleich mannigfaltigere Verwendung als bei den übrigen Wirbeltierklassen.

Schon das proximale Stück, der Humerus, an dessen medialem Rand, im Bereich der distalen Apophyse, ein sogenanntes Foramen supracondyloideum vorkommen kann, zeigt durch mannigfache Anpassung an den Gebrauch die allerverschiedensten Differenzierungen. Dieselben sprechen sich teils in der Gesamtform (Verlängerung, Verkürzung, Krümmung), teils in vielfachen, auf Muskeleinfluss zurückzuführenden Höcker- und Kantenbildungen aus (z. B. bei grabenden Tieren, wie Echidna, Talpa etc.).

Ähnliche Gesichtspunkte ergeben sich auch für die durch das lange Femur charakterisierte hintere Extremität (Auftreten der sog. Rollhügel oder Trochanteren am Femur). Im übrigen dient sie dem Körper als Stützorgan und schiebt ihn, indem sie gebeugt vorgesetzt wird, durch darauf folgende Streckung vorwärts.

Die Tibia prävaliert stets über die eine Neigung zur Reduktion zeigende Fibula, welch letztere gewöhnlich vom Kniegelenk ausgeschlossen ist.

Tibia und Fibula liegen parallel nebeneinander und sind gegenseitig nur sehr wenig beweglich. Nie schwindet die Fibula ganz, wenn sich auch oft nur das distale Ende als Malleolus lateralis erhält (Chiropteren). Vielfach aber sind die distalen Enden beider Knochen miteinander verwachsen (Choeropus), zuweilen auch die proximalen (gewisse Insektivoren, Nager u. a.).

Im Gegensatz dazu können Tibia und Fibula bei kletternden Beutlern beweglich verbunden sein.

Die Ausbildung der beiden Vorderarmknochen Radius und Ulna ist ursprünglich eine gleichmässige, und das von ihnen und dem Humerus gebildete Ellbogengelenk erlaubt nur eine Winkel-

[1]) Von Interesse ist ein Vergleich der Hinterextremität der Vögel mit derjenigen springender Säuger (vergl. die im Kapitel Säugetiere aufgeführte Arbeit von A. Schumann).

Digitized by Google

bewegung, wie dies für die Monotremen und alle anderen Säuger gilt, deren Radius in Pronationsstellung fixiert ist.

Bei der Umwandlung der vorderen Extremität in ein Greiforgan lösen sich die anfangs straff miteinander verbundenen Vorderarmknochen allmählich voneinander los und treten derart in gegenseitige Gelenkverbindung, dass der eine immer höhere Bedeutung gewinnende Radius eine ausgiebige Beweglichkeit erreicht, während die Ulna fest bleibt. Die Bewegungsachse geht in proximo-distaler Richtung durch das obere Ende des Radius, verläuft dann schräg durch das Spatium interosseum zwischen Radius und Ulna hindurch, um endlich durch das untere Ende der Ulna wieder auszutreten. Sie ist somit zwar in der Hauptsache der Längsachse des Radius selbst gleich gerichtet, dieser aber doch keineswegs parallel. Da sie am proximalen Ende durch den Radius hindurchgeht, bleibt jenes bei der Bewegung in loco, während das untere Ende einen Bogen um die Ulna beschreibt, dabei die Hand mit sich nimmt und zugleich um ihre Längsachse dreht. Diese durch eine besondere Muskelgruppe vollführte Bewegung, bei der die anfangs nach oben schauende Handfläche (Palma manus) nach abwärts gewendet wird, heisst **Pronatio**, die gegenteilige **Supinatio**.

Auf Grund der in erster Linie vom Radius geleisteten Supinationsbewegung ist dessen distales Ende verbreitert und zum wesentlichsten Träger der Hand geworden. Umgekehrt bewerkstelligt jetzt die proximal stärkere Ulna hauptsächlich die Verbindung mit dem Humerus. Sie besitzt hier einen halbkreisförmigen Ausschnitt oder eine sattelförmige Gelenkfläche zur Aufnahme der sogen. Trochlea des Humerus. Dorsalwärts verlängert sich das proximale Ulnaende in das Olekranon s. Processus anconaeus, an welchem sich die Streckmuskeln inserieren.

Die Reduktion der Ulna kann bei Tylopoden, Ein- und Paarhufern eine sehr verschiedene sein und mit dem Radius mehr oder weniger verschmelzen, so dass zuweilen sogar nur das Olekranon übrig bleibt.

Hand in Hand mit Supinatio und Pronatio geht die von den Prosimiern an auftretende höhere Differenzierung des ersten Fingers, d. h. des eine immer selbständigere Stellung erreichenden und schliesslich der übrigen Hand gegenüberstellbaren („opponierbaren") Daumens. — Auch am Fuss kommt es schon bei Marsupialiern zu einer opponierbaren ersten Zehe, aber erst bei Prosimiern und Affen bildet sich die Opponierbarkeit derselben so stark aus, dass man sie deshalb als Quadrumanen zu bezeichnen pflegt[1]).

Beim Menschen geht infolge der Erwerbung des aufrechten Ganges der Fuss seines Greifvermögens verlustig und wird zu einem ausschliesslichen Stütz- und Gehwerkzeug.

[1]) Bei den Arctopitheci oder Krallenaffen (niederste Abteilung der südamerikanischen oder Westaffen) ist der Daumen im Gegensatz zu allen übrigen Affen lang, nicht opponierbar und liegt in der Ebene der übrigen Finger.

Der Hallux der Arctopitheci ist kurz, opponierbar und besitzt einen Plattnagel, Die übrigen Nagelphalangen an Hand und Fuss tragen Krallen.

Bei Ateles stellt der nur eine Phalange besitzende Daumen nur ein kleines, von dem allgemeinen Integument überzogenes Knötchen dar. Auch bei Colobus ist der Daumen rudimentär oder fehlt ganz.

Digitized by Google

Supinatio und Pronatio zeigen sich schon bei Marsupialiern angebahnt, zur höchsten Ausbildung aber gelangen sie erst bei den Primaten. Bei ihrem Zustandekommen spielte die während der Phylogenese immer reicher sich differenzierende Muskulatur eine grosse Rolle; allein darin liegt noch keine zureichende Erklärung für die verschiedene Lagerung, wie sie die homologen Knochen am supinierten Unterarm und Unterschenkel tatsächlich besitzen. Am letzteren Ort liegt die Tibia median-, an dem in Supinationsstellung befindlichen Unterarm der Radius lateralwärts. Während wir im ersteren Fall primitive Verhältnisse beibehalten sehen, handelt es sich bei der Supinationsstellung um eine sekundäre Verschiebung. Der Grund davon kann nicht in der Drehung des distalen Humerus-Endes gesucht werden, denn jene ist bereits bei Amphibien in stärkster Weise ausgeprägt. Die Überkreuzung von Radius und Ulna beruht vielmehr darauf, dass das die Vorderextremität stützende Element, d. h. die Hand, in einem dem Extremitäten-Stamm entgegengesetzten Sinne gedreht wird. Dadurch wird die ursprünglich parallele Lagerung der beiden Knochen des Vorderarmes aufgehoben, während sie bei der hinteren (unteren) Extremität persistiert, da hier die Drehung des Fusses in einer mit dem Extremitätenstamm gleichen Richtung erfolgt.

Eine eingehende Schilderung des Säuger-Karpus und -Tarsus, welche bei den einzelnen Gruppen nicht unerheblichen Verschiedenheiten unterliegen, würde zu weit führen, ganz abgesehen davon, dass über den morphologischen Wert, bezw. die Homologisierung der einzelnen Komponenten durchaus noch keine Einigung erzielt ist. Ich werde mich daher im folgenden nur auf wenige Angaben beschränken.

Karpus und Tarsus der Mammalia stimmen im allgemeinen am meisten mit demjenigen der Urodelen und Schildkröten überein. Das Centrale ist als typisches Element seiner Anlage nach im Karpus aller fünffingerigen Mammalia nachzuweisen, häufig aber verschmilzt es schon in embryonaler Zeit mit einem oder gleichzeitig mit zweien der benachbarten Karpalia, wie z. B. mit dem Radiale, seltener mit Karpale 2 oder 3. Zuweilen legt sich noch ein zweites Centrale an, welches in der Regel mit dem Intermedium verschmilzt (Homo).

Derartige Verschmelzungen und Verschiebungen kommen auch an anderen Karpal- und Tarsal-Elementen vor, wie z. B. zwischen Radiale und Intermedium etc.

Im allgemeinen lässt sich im Verhalten der Finger eine Volumzunahme nach der Mitte und eine Abnahme nach den beiden Rändern konstatieren, eine Tatsache, aus welcher das später zu schildernde Verhalten der Einhufer erklärbar wird.

Im Tarsus zeigt das Centrale ein konservativeres Verhalten und liegt häufig nahe dem inneren (tibialen) Fussrand. Der Astragalus soll einem Tibiale plus Intermedium, der Calcaneus einem Fibulare entsprechen, und das Naviculare ist einem oder zweien Centralia, und das Kuboid einem 4—5 Tarsale (= Hamatum des Karpus) als gleichwertig zu erachten [1]).

[1]) Die Untersuchungen über das Tarsalskelett der Säugetiere sind noch nicht als abgeschlossen zu betrachten.

Digitized by Google

Ein radialwärts vom ersten Finger, resp. tibialwärts von der ersten Zehe liegender sog. „Praepollex“ bezw. ein „Praehallux“

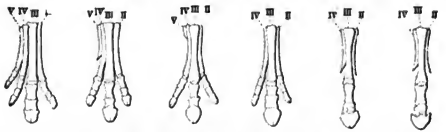


Fig. 147. Vorderfuss der Stammformen des Pferdes. 1. Orohippus (Eocän), 2. Mesohippus (oberes Pliocän), 3. Miohippus (Miocän), 4. Protohippus (oberes Pliocän), 5. Pliohippus (oberstes Pliocän), 6. Equus. *II—V* Finger.

finden sich bei allen fünffingerigen, resp. fünfzehigen Säugetieren, und zwar sind sie bei niederen Formen, wo sie aus zwei oder mehr Knochen gebildet sein können, besser entwickelt, als bei höheren, wo sie stets nur aus einem Knochen bestehen, und wo sie häufig nicht mehr frei, sondern mit der Nachbarschaft verwachsen sind.

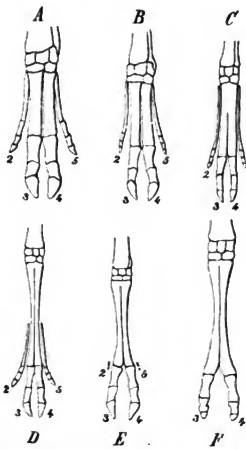


Fig. 148. A Vorderfuss vom Schwein, B von Hyomoschus, C von Tragulus, D vom Rehbock, E vom Schaf, F vom Kameel. *2—5* zweiter bis fünfter Finger. Nach Garrod (aus Bell's Grundriss der vergl. Anatomie).

Über die morphologische Deutung des Praepollex und Praehallux sind die Meinungen noch geteilt, sicher ist aber, dass diese Stücke unter günstigen Umständen sich weiter entwickeln können, so dass in solchen Fällen von einer direkten Homologisierung derselben mit den gleichnamigen Gebilden niederer Vertebraten (Rana) nicht die Rede sein kann.

Inwieweit die Karpal- und Tarsalelemente sich gegenseitig entsprechen, und wie die sogen. accessorischen Elemente zu deuten sind, ist bis jetzt nicht überall zu entscheiden, und speziell beim Menschen, wo die betreffenden Organe infolge funktioneller Anpassung mit sehr verschiedenen physiologischen Aufgaben betraut sind, ist eine Homologisierung nicht leicht durchzuführen. Ich verweise deshalb bezüglich solcher Versuche auf die Arbeiten von C. Emery und K. v. Bardeleben.

Schon oben wurde auf die verschiedenen Modifikationen hingewiesen, welche die Extremitäten in Anpassung an gewisse Lebensbedingungen erfahren können. So können z. B. die Phalangen der Fledermaus-Hand[1]) unter der Einwirkung des Flugapparates eine ausser-

[1]) Die Fledermäuse sind die einzigen, wirklich fliegenden Säugetiere, während die übrigen (Galeopithecus, verschiedene Arten von Beutel- und Nagetieren) sich der

Digitized by Google

ordentliche Länge erreichen, können sich die Vorderextremitäten des Maulwurfs und der Monotremen in ein Graborgan und diejenigen der Waltiere in ein Steuerorgan umbilden. Im letzteren Fall vermehrt sich die Phalangenzahl, und aus dem zuvor mehrteiligen Hebel-System wird ein einfacher, einarmiger Hebel. Als ausschliessliches Lokmotionswerkzeug der Waltiere dient ein ebenfalls erst sekundär erworbenes Organ, nämlich die Schwanzflosse. In die Flosse der Zahnwale tritt, im Gegensatz zu den Bartenwalen, der sehr kurze Humerus nicht mit hinein, und auch ein Teil der Unterarmknochen ist vielfach noch im Körper enthalten. Auch im Carpus- und Fingerskelett bestehen Verschiedenheiten, und nicht selten, zumal bei Bartenwalen, spielen sich im ersteren Reduktionsprozesse ab; die Bartenwale besitzen nur vier, die Zahnwale fünf ausgebildete Finger[1]).

Von hohem Interesse ist der an den Randstrahlen einsetzende Rückbildungsprozess, welchem das Fuss- und Handskelett der Huftiere (Ungulata vera) im Laufe der geologischen Epochen unterworfen war. Diese Tiergruppe, welche unzweifelhaft von Fleischfressern abstammt, und welche sich zunächst aus der zwischen Carnivoren und Huftieren in der Mitte liegenden Abteilung der (fossilen) Condylarthra aus dem amerikanischen Eocän, resp. aus kretaceischen, trituberkulaten Creodonta herausentwickelt hat, zerfällt in zwei grosse, bereits im Eocän sich voneinander trennende Abteilungen, die Artiodactyli und die Perissodactyli. Ersteres sind die Zweihufer, bei welchen der dritte und vierte Finger[2]) prävalieren und den Boden erreichen (Fig. 148 **A**—**F**), während bei den letzteren, den Einhufern, nur einer, nämlich der dritte Finger, jene Beziehungen eingeht. (Fig. 147.) Rückbildungen im Carpus (Tarsus) und Metacarpus (Metatarsus) gehen damit Hand in Hand.

Flughaut (Patagium) nur als eines Fallschirmes bedienen können. Die Flugbewegung geschieht bei Fledermäusen wesentlich nur im Schultergelenk, während im übrigen die Extremität steif gehalten wird.

[1]) Wie die Hyperphalangie der Cetaceen im allgemeinen, so ist auch die bei Embryonen des Delphins und anderer Zahnwale häufig sich zeigende Längsspaltung des IV. und V. Fingers im Sinne einer funktionellen Anpassung der Gliedmasse an das Wasserleben zu beurteilen.

Bei den Embryonen der Zahnwale sind an der Flossenspitze über der letzten Phalanx liegende Nagelrudimente nachgewiesen. Dieser Befund spricht für die Homologie der Fingerspitzen der Zahnwale mit denjenigen der typischen Säugetierhand.

Bei Zahnwalen werden vorübergehend auch noch äusserlich sichtbare, hintere Gliedmassen in Form eines ovalen Ruderblattes angelegt. Sie schwinden später wieder, wenn die Beckenknochen auftreten.

[2]) Metatarsale 3 und 4, welche bei den Wiederkäuern miteinander verwachsen, werden bei diesen als „Kanon" bezeichnet. An der Zusammensetzung des proximalen Endes des Kanons beteiligen sich auch die obersten Enden des in embryonaler Zeit wohl ausgeprägten Metatarsale 2 und 5. Metatarsale 2 und 5 fehlen, abgesehen von den Traguliden, als selbständige Knochen bei allen jetzt lebenden, erwachsenen Wiederkäuern.

Am Vorderfuss fehlt beim Rind normal das zweite Metacarpale vollständig, während das fünfte noch durch ein oberes Stückchen, das Griffelbein, vertreten ist. Ähnlich aber, wie dies für das gelegentliche Wiedererscheinen der Nebenzehen des Pferdes gilt, tritt auch zuweilen beim Rind das Metacarpale 2 als atavistische Bildung auf, und zwar ist hier offenbar die relative Rückbildung der Hauptzehen die bestimmende Ursache.

Ich will nicht unterlassen, bei dieser Gelegenheit auf die gedankenreichen Ausführungen von G. Tornier hinsichtlich der durch mechanische Einflüsse erzeugten Bildungen hinzuweisen. Hierdurch erkennt man, dass man bei der Annahme „atavistischer" Erscheinungen sehr vorsichtig sein muss.

Digitized by Google

Zu den Perissodactyli gehören Equus, Tapir, Rhinoceros. Tapir hat vorne 4, hinten drei Finger, Rhinoceros vorn und hinten 3, Equus nur 1 nebst Resten von 2 und 3.

In den Artiodactyli rechnet man 1. die Gruppe der Ruminantia s. Pecora (Rinder, Schafe, Antilopen, Hirsche und Giraffen) Abseits stehen die gleichfalls wiederkauenden Kamele und verwandte Tylopoda und 2. die Gruppe der Nonruminantia (Hippopotamidae und Suidae).

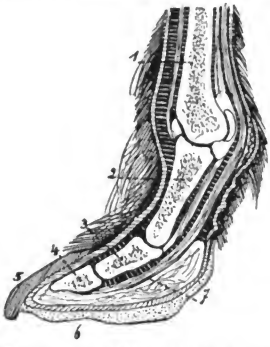


Fig. 149. Längsschnitt durch die Hand von Lama (Auchenia) glama. Nach M. Weber. *1* Metacarpus, *2, 3, 4* die drei Phalangen, *5* Hornwand, *6* Hornsohle, *7* elastisches, bindegewebiges Kissen. Diese Abbildung könnte auch für Elephas gelten, nur dass das elastische bindegewebige Kissen entsprechend der gewaltigen Körperlast bei Elephas viel mächtiger entwickelt ist, und die Zehen etwas mehr senkrecht aufgerichtet sind. Der Elephant ist also mehr digitigrad als plantigrad (M. Weber).

Die Urhufer (Protungulata) müssen zuerst pentadaktyl und plantigrad (Sohlengänger), höchstens semiplantigrad gewesen sein. Ihre Nagelphalangen waren nur erst wenig verbreitert. Später wurden zur Erzielung langer Hebelarme die Gliedmassen aufgerichtet, sodass sie digitigrad (Zehengänger) und später unguligrad (Huftiere) wurden. Dies geschah unter Verlängerung der peripheren Teile der Extremitäten und gleichzeitiger Reduktion, bezw. ungleichartiger Entwickelung der Zehen (M. Weber).

Die Fig. 149 stellt das typische Verhalten der sogen. Tylopoden (Schwielenfüsser) dar, zu welchen die Kamele, Lama etc. gehören. Sie sind digitigrad und haben keinen eigentlichen Huf. Die drei Phalangen werden zugleich aufgesetzt. Der Sohlenballen ist sehr stark ausgebildet (vergl. die Fig. 23 **A—D**).

Die vor dem Kniegelenk liegende **Patella** oder Kniescheibe kommt schon bei gewissen Sauriern, z. B. bei Varanus, und auch bei Vögeln, jedoch hier schon in weitester Verbreitung, vor. Unter den Säugern fehlt sie nur den Cetaceen, Sirenen, den Chiropteren und einigen Marsupialiern. Überall, wo sie auftritt, steht sie ausser allem genetischen Zusammenhang mit den Ober- und Unterschenkelknochen, ist also nicht, wie man früher annahm, mit dem Olekranon der Ulna zu homologisieren. Sie ist vielmehr ein echter Sesamknochen, welcher durch die Reibung zwischen der Sehne des M. quadriceps femoris und den Condyli femoris in der Substanz der ebengenannten Sehne entstanden zu denken ist.

Rückblick.

Zwei Auffassungen stehen sich hinsichtlich der Phylogenese der Gliedmassen schroff gegenüber. Die eine erblickt in ihnen Derivate des Viszeralskeletts und betrachtet den biserialen, heute noch durch

Digitized by Google

die Ceratodusflosse repräsentierten Typus als den ursprünglichen, aus dem der uniseriale erst sekundär hervorgegangen sein soll. Nach der anderen Anschauung dagegen würde es sich bei der Flossenstruktur des Ceratodus bereits um stark umgeänderte, hoch spezialisierte Verhältnisse handeln, die sich für phylogenetische Spekulationen der paarigen Lokomotionsorgane nicht verwenden lassen. Während ferner den Anhängern der ersteren Auffassung die einheitliche Anlage des Flossenskeletts beziehungsweise des dem Schulter- und Beckengürtel angegliederten Stammstrahles (Metapterygium) als Dogma gilt, wollen die Anhänger der zweiten Auffassung die paarigen Gliedmassen in der Phylogenese auf ursprünglich metamerisch angeordnete Körperanhänge, d. h. auf eine polymere Anlage, zurückführen, deren einzelne Skelett-Elemente mit dem Rumpfskelett ab origine nichts zu schaffen haben, wohl aber sekundäre Beziehungen zu demselben gewinnen können.

Die Brust- und Bauchflosse der Knorpelfische besteht aus zahlreichen, mosaikartig angeordneten Einzelstückchen, die straff, d. h. ohne Gelenkbildung untereinander verbunden sind, sodass die ganze Flosse nur einen einarmgen Hebel, eine Art von Ruder vorstellt. Dies gilt für die paarigen Flossen aller Fische, wie man alle auch in morphologischer Beziehung von einem einheitlichen, bei Selachiern gewonnenen Gesichtspunkt aus zu beurteilen hat. Die bei Ganoiden und Knochenfischen sich ergebenden Unterschiede sind den Elasmobranchiern gegenüber in gewissen Punkten als Rückbildungen, in manchen aber auch durch das Hinzukommen dermaler Verknöcherungen als Fortschritte zu betrachten.

Wie sich nun einerseits von den Selachiern an durch die Ganoiden- und Teleostier-Reihe hindurch ein einheitlicher, den paarigen Flossen zugrunde liegender Bauplan nicht verkennen lässt, so gilt dasselbe andererseits auch für die Gliedmassen aller übrigen Vertebraten, von den Amphibien angefangen, bis zum Menschen. Wo liegen aber die verbindenden Formen zwischen den beiden Grundtypen, wo also zeigt sich die erste Spur der Extremität eines terrestrischen Tieres oder auch eines Fischmolches in einer Zwischenstufe angedeutet? — Darauf fehlt uns, trotzdem die Dipnoër wenigstens nach der physiologischen Seite Übergänge zu zeigen scheinen, vorderhand jegliche sichere Auskunft, und wir werden uns auch trotz aller Anstrengungen, solche Zwischenformen zu rekonstruieren, so lange nicht vom Boden der nackten Hypothese erheben können, bis durch paläontologische Forschungen jene grosse Lücke ausgefüllt, und das erste Uramphibium zutage gefördert sein wird.

Was man allein mit Sicherheit behaupten kann, ist das, dass mit dem ältesten, bis jetzt bekannten Molch aus den paläozoischen Schichten der Übergang zu dem heutigen Gliedmassentypus der terrestrischen Wirbeltiere schon vollzogen erscheint. Hier wie dort begegnet uns im Oberarm und Oberschenkel je ein Skelettstück, im Unterarm und Unterschenkel dagegen finden sich je zwei Skelettstücke, und daran schliesst sich der Komplex der Karpal- und Tarsalelemente mit den Fingern und Zehen. Hier wie dort ist das einarmige mit dem mehrarmigen Hebelsystem dadurch vertauscht, dass die einzelnen Skelettstücke der Flosse sich von einander gelöst und miteinander eine Gelenkverbindung eingegangen haben.

Digitized by Google

C. Myologie.

Die **Muskeln** (vulgär als „Fleisch" bezeichnet) zerfallen auf Grund ihrer histologischen Beschaffenheit in zwei Gruppen, nämlich in solche mit glatten, und in solche mit quergestreiften Zellen, beziehungsweise Fasern. Erstere sind phylogenetisch älter und als Vorstufe der letzteren zu betrachten, beide aber stehen unter dem Einfluss des Nervensystems, und dabei handelt es sich um eine ganz bestimmte, gesetzmässige Eintrittsstelle des Nerven bei jedem einzelnen Muskel.

Während die glatten oder organischen Muskelfasern bei Wirbeltieren vorwiegend an die Eingeweide, die Haut, den Urogenitalapparat und die Gefässe gebunden und dem Willen nicht unterworfen sind, findet die, fast ausnahmslos[1]) vom Willen beherrschte, quergestreifte oder animale Muskulatur ihre vornehmliche Verwendung beim Aufbau der Körperwände, des Vorderdarms, des Beckenbodens, der äusseren Geschlechtsorgane und des Bewegungsapparates.

Im vorliegenden Kapitel haben wir es ausschliesslich mit quergestreifter Muskulatur zu tun, und auf Grund der Entwickelungsgeschichte kann man die betreffenden Muskeln folgendermassen einteilen:

I. Parietale, aus Somiten stammende Muskeln[2]).	a) Rumpfmuskeln nebst dem M. coraco-hyoideus (sterno-hyoideus) der Fische und seinen Derivaten bei den höheren Vertebraten. Sie stellen als ältester Teil der gesamten Muskulatur ihrer ganzen Anlage nach die primitivsten Verhältnisse dar. b) Zwerchfell. c) Gliedmassenmuskeln. d) Muskeln des Augapfels.
II. Viszerale, aus den Seitenplatten stammende Muskeln.	Kopfmuskeln mit Ausnahme der oben unter a) und d) erwähnten.

Während die Muskeln des Stammes in der Regel platt sind, besitzen diejenigen der Extremitäten meistens eine langgestreckte, zylindrische oder prismatische Form. Daneben existieren aber noch Muskeln von den mannigfaltigsten Gestaltungen, wie z. B. mehrköpfige, zweibäuchige, einfach- oder doppeltgefiederte, säge- oder terrassenförmige Muskeln.

Die meisten Muskeln werden durch fibröse Scheiden (Faszien) getrennt. Jene Faszien sind mehr oder weniger Produkte der Muskeln

[1]) Eine Ausnahme macht die Herzmuskulatur und diejenige des Darmkanales der Schleie. Auch bei anderen Wirbeltieren pflegt ein mehr oder weniger grosser Teil des Vorderdarmes quergestreifte Muskeln zu besitzen.

[2]) Auf die noch offene Frage, ob bei der Muskelbildung nur die innere oder auch die laterale Lamelle der Somiten in Betracht kommt, kann hier nicht eingegangen werden. Man findet hierüber die betr. Angaben bei F. Maurer, Die Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere, Ergebn. der Anat. u. Ent.-Gesch. IX. Bd. 1899.

Digitized by Google

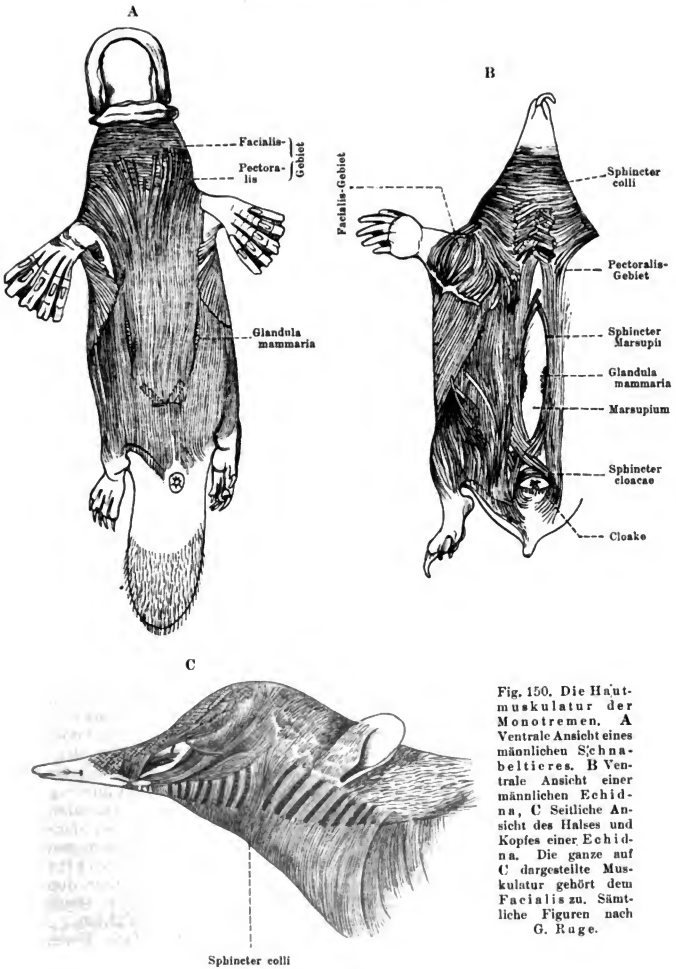


Fig. 150. Die Hautmuskulatur der Monotremen. **A** Ventrale Ansicht eines männlichen Schnabeltieres. **B** Ventrale Ansicht einer männlichen Echidna, **C** Seitliche Ansicht des Halses und Kopfes einer Echidna. Die ganze auf **C** dargestellte Muskulatur gehört dem Facialis zu. Sämtliche Figuren nach G. Ruge.

Digitized by Google

selbst und vermögen als sogenannte Aponeurosen Teile des Skelettes zu vertreten.

An den Stellen, wo es sich um eine bedeutende Reibung handelt, kann in den Sehnen eine Verknorpelung oder eine Verknöcherung (Sesambein) auftreten.

Die Neubildung, d. h. die Entstehung mehrerer als selbständig zu bezeichnender Muskeln aus einem gegebenen Substrat, kann auf folgende verschiedene Weise vor sich gehen: erstens, durch Teilung des ursprünglichen Muskels in einen proximalen und einen distalen Abschnitt (Auftreten einer Zwischensehne), zweitens durch Spaltung einer Muskelmasse in Schichten, drittens durch Spaltung der Muskeln der Länge nach, viertens durch Verwachsung zweier früher einmal getrennter und gemäss der Innervation nicht zusammengehöriger Muskeln. Durch letzteren Vorgang wird die Gesamtzahl der Muskeln natürlich vermindert.

Durch Änderung seines Ursprunges und seiner Insertion kann ein Muskel mit seinem zugehörigen Nerven nach Gestalt und Lage („Wanderung") sehr bedeutende Veränderungen und Umwandelungen erfahren. Ist die Wirkung eines Muskels unnötig geworden, so trägt er entweder mit seinem Rest zur Verstärkung eines benachbarten Muskels bei oder verschwindet spurlos.

Für die Beurteilung des morphologischen Wertes eines Muskels ist in erster Linie der ihn versorgende Nerv massgebend, doch spielen dabei auch andere Momente, wie z. B. die Lagebeziehung des Muskels zur Nachbarschaft, sowie die Homologie der betreffenden Skelettteile eine grosse Rolle.

Hautmuskeln.

Während die meisten Muskeln in engen Beziehungen zum Skelette stehen, welches sie teils als Ursprungs-, teils als Ansatzpunkt benützen und so ummodelnd auf dasselbe wirken, gibt es auch Muskeln, welche im Integument (Corium), bezw. im Unterhautbindegewebe endigen und häufig auch daselbst entspringen. Solche Muskeln nennt man **Hautmuskeln.** Ihre Lagebeziehungen zum Integument sind erst sekundär erworben, indem sie ursprünglich aus einer Abspaltung von wahren Skelettmuskeln hervorgegangen zu denken sind. Ein Zweifel hierüber kann nach den bei Monotremen gesammelten Erfahrungen nicht mehr bestehen, und man sieht hier aufs Klarste, welch enger Konnex zwischen dem Haar-Stachelkleid, sowie dem Marsupial- und Mammarapparat einer- und der Hautmuskulatur andererseits besteht. Nach anderer Auffassung wären die Hautmuskeln der Reptilien und Säuger von einem oberflächlich liegenden lateralen Muskel der Fische und Amphibien abzuleiten. Sicher ist, dass bei gewissen Anuren, Lacertiliern und Ophidiern Beziehungen zwischen dem Rectus und Obliquus externus superficialis und dem Integument bestehen. Um nur eine Gruppe der unter den Säugetieren stehenden Vertebraten auf ihre Hautmuskulatur etwas näher zu betrachten, so will ich hierfür die Schlangen wählen.

Bei diesen zeigen die Hautmuskeln nach Anordnung, Zahl, Form und Insertion bei den einzelnen Gruppen grosse Verschiedenheiten.

Digitized by Google

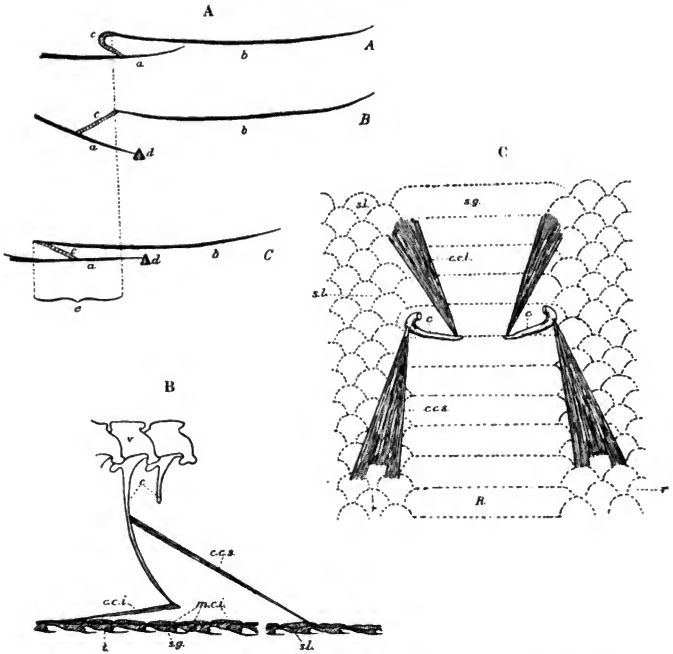


Fig. 151 **A.** Schema für die verschiedenen Phasen der Schuppenbewegung bei Ophidiern. Nach P. Buffa. *a* und *b* vordere und hintere Schuppe, *c* Haut zwischen beiden, *d* fester Punkt am freien Schuppenrand, *e* Strecke, welche die Schuppe *a* im Laufe ihrer Bewegung durchsetzt. *A* Ruhestadium, *B* Erhebung der Schuppe *a*, zugleich Phase der grössten Hautdehnung (*c*) in der Richtung nach vorwärts und Fixation des freien Schuppenrandes in *d*, *C* Abplattung der Schuppe *a*, Phase der grössten Hautdehnung (*c*) in der Richtung nach hinten und infolgedessen Vorwärtsziehung der Schuppe *b* durch die Strecke *e*.

Fig. 151 **B.** Halbschematische Darstellung der ventralen und lateralen Hautpartie von Tropidonotus natrix mit Rücksicht auf die Haut-Insertion der Musculi costo-cutanei. Sagittalschnitt. Nach P. Buffa. Man sieht nur die Rippe der einen Seite und die betr. Muskeln. *v* Wirbel, *c* Rippen, *t* Integument, *c.c.s.* M. costo-cutaneus superior, *m.c.i.* eigene Muskulatur der Haut, *s.g.* sagittal durchschnittene Bauchschuppen, *s.l.* lateral durchschnittene Lateralschuppen, *M.*

Fig. 151 **C.** Ansicht der inneren Partie des ventralen Integumentes von Tropidonotus natrix von oben gesehen. Die eigene Muskulatur der Haut ist entfernt gedacht. Nach P. Buffa. *c*, *c* ein Rippenpaar mit den zugehörigen Musculi costo-cutanei, *R* freier, erhobener Rand der Bauch- und *r* der Lateralschuppen, *s.g.* Bauch-, *s.l.* Lateralschuppen, *c.c.s.* M. costo-cutaneus superior, *c.c.i.* M. costo-cutaneus inferior.

Digitized by Google

Diese beruhen zum grossen Teil auf der verschiedenen Zahl und Ausbildung der Bauch- und Lateralschuppen, sowie auf ihrer Verwendung bei der Fortbewegung (Kriechen auf der Erde, Leben auf Bäumen, im Wasser, unter der Erde, Grössenverhältnisse des Körpers, bezw. des Schwanzes etc.). Zur stärksten Entfaltung gelangen die Hautmuskeln bei den Schlangen, welche sich kriechend auf, oder wühlend unter der Erde fortbewegen. Hier kommt alles darauf an, den Bauchschuppen durch Aufrichtung eine derartige Stellung zu geben, dass sie mit ihrem hinteren freien Rande auf der Unterlage einen festen Stützpunkt gewinnen, wodurch der Körper vorwärts gezogen oder -geschoben werden kann (Fig. 151, *A*, *B*, *C*).

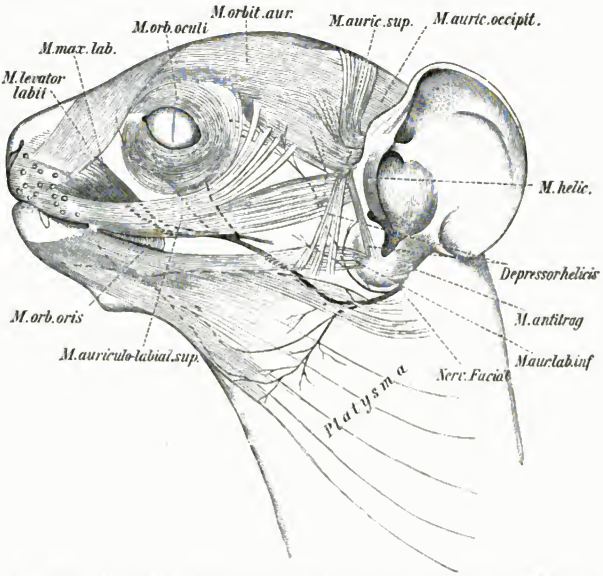


Fig. 152. Gesichtsmuskeln und -Nerven von Propithecus. Oberflächliche Muskellage mit den Verzweigungen des Facialis. Nach Ruge. Die Namen der einzelnen Muskeln sind aus der Figur ohne weiteres ersichtlich.

Als Unterstützungsmittel der eigentlichen Haut- oder Schuppenmuskeln kommen aber für die Fortbewegung des Körpers auch noch die von den Rippen zu den Schuppen verlaufenden Muskeln (Musc. costo-cutanei) in Betracht. Ihre Aufgabe beruht darin, den Körper zu krümmen und zu strecken, ihn auf dem Integument vorwärts zu ziehen und vice versa das Integument ventral- und lateralwärts auf

Digitized by Google

dem Körper vorwärts zu bewegen und so die Schuppen auf dem Untergrund zu fixieren (vergl. die Arbeit von P. Buffa).

Was die geschwänzten Amphibien betrifft, so besteht bei ihnen, ebenso wie in weitester Verbreitung bei Reptilien, ein aus glatten Elementen gebildeter Muskelapparat, welcher als Öffner und Schliesser (Dilatator und Constrictor) der Nasenlöcher wirkt. Bei Anuren ist jener Apparat rückgebildet und spielt nur eine sehr untergeordnete Rolle. Die Bewegungen der Nasenflügelknorpel beruhen hier auf solchen des Unterkiefers und werden von hier aus auf den beweglichen Zwischenkiefer übertragen, wodurch die Nasenlöcher geschlossen werden. Die Öffnung beruht wesentlich auf elastischen Kräften. Somit bleiben den Anuren, abgesehen von einem im Bereich der Oberlippe befindlichen, aus glatten Elementen bestehenden M. labialis superior (Schliesser des Mundes) nur noch einige Hautmuskeln[1]) im Bereich des Rumpfes (M. cutaneus pectoris und abdominis) und des Oberschenkels (M. gracilis minor, Gaupp) übrig.

Bei den Sauropsiden spielen die Hautmuskeln durch ihre Beziehungen zu den Schienen, Schuppen und Federn eine grössere Rolle, am kräftigsten aber sind sie, wie oben schon erwähnt, bei Säugetieren entwickelt, und sie lassen sich hier von den Monotremen aufwärts bis zum Menschen in den mannigfachsten Modifikationen nachweisen. Bei niederen Formen, wie z. B. bei Monotremen, ferner bei Dasypus, Centetes, Pinnipediern, Erinaceus etc. noch über den Rumpf und die Gliedmassen sich erstreckend, fällt die Hautmuskulatur bei Primaten einem jähen Untergang anheim und beschränkt sich im wesentlichen auf den Hals (Platysma myoides) und auf den Kopf **(Mimische Muskeln).** Platysma und mimische Muskeln stehen in engster genetischer Verbindung und besitzen einen und denselben Nerven (N. facialis). Wie die Fig. 150 C und 151 zeigen, hat man am Platysma zwei Schichten, zu unterscheiden, von welchen die oberflächliche schräg, bezw. longitudinal, die tiefere ringförmig angeordnet ist (Sphincter colli).

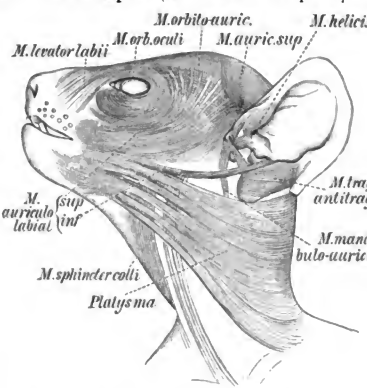


Fig. 153. Oberflächliche Gesichtsmuskulatur von Lepilemur mustelinus; die tiefe Schicht ist am Halse erkennbar. Nach Ruge. Die Namen der einzelnen Muskeln sind ohne weiteres aus der Figur ersichtlich.

[1]) Sie finden sich erst bei den höheren Anuren und fehlen noch den Bufonen, Alytes und Pelobates.

Digitized by Google

Beide Schichten zusammen entsprechen dem Sphincter colli der Sauropsiden. Sie setzen sich auf den Kopf fort und lassen dort eine grössere Zahl von neuen Muskeln aus sich hervorgehen, welche sich zum grossen Teil um das Auge, den Mund, die Nase und das Ohr[1]) gruppieren. Diese Differenzierung der mimischen Muskeln erreicht ihre feinste Ausbildung beim Menschen, allein neben diesem progressiven Verhalten kommt es hier auch schon wieder zu Rück-, bezw. sehnigen Umbildungen und so zu einem völligen Schwund gewisser Muskeln und Muskelgruppen.

Bei den verschiedenen Säugetieren sind die Hautmuskeln mit sehr verschiedenen Aufgaben betraut; so vermögen sie z. B. den ganzen Körper zuzusammenzurollen (Echidna, Dasypus, Erinaceus u. a.), oder sie bestimmen, am Ruderschwanz und an den Gliedmassen sich ansetzend, z. T. die Bewegungsart im Wasser (Ornithorhynchus), richten das Stachelkleid auf (Echidna), oder endlich sie bewegen einzelne Hautstellen im Interesse der Abwehr von Insekten etc. (viele Säuger).

Parietale Muskeln.

a) Rumpfmuskeln.

Fische und Dipnoër.

Die ausschliesslich aus den Urwirbeln sich entwickelnden Rumpfmuskeln bestehen in ihrer einfachsten Form auf jeder Seite des Körpers aus je zwei Hälften, einer dorsalen und einer, aus letzterer während der Entwickelung herabrückenden, ventralen. Beide werden ursprünglich durch eine bindegewebige, vom Achsenskelett bis zur Haut sich erstreckende, frontal gestellte Scheidewand voneinander geschieden[2]). Ihre Gesamtmasse bezeichnet man als „Seitenrumpfmuskel". Die dorsale Hälfte reicht nach vorne bis zum Hinterhaupt, die ventrale bis zum Schultergürtel, beziehungsweise bis zum Unterkiefer. Beide stossen in der Seiten-, sowie in der ventralen und dorsalen Mittellinie zusammen, und jede besteht aus vielen, von Bindegewebe (**Myocommata**) umrahmten Muskelportionen (**Myomeren**), welche eine segmentale Anordnung zeigen und sich unter allmählicher Verschmälerung bis zum Schwanzende erstrecken. (Fig. 154, 155.) Dieser ursprünglich metamere Charakter der Parietalmuskeln bildet ein charakteristisches Merk-

[1]) Vergl. das Gehörorgan.

[2]) Bei Amphioxus, der hierin eine Ausnahme macht, gehen die dorsale und ventrale Hälfte des Seitenrumpfmuskels noch vollkommen ineinander über, und der grösste Teil des Seitenrumpfmuskels liegt medial von den Spinalnerven, während er bei höheren Wirbeltieren lateral von diesen liegt! —

Auch die Myxinoiden nehmen in myologischer Hinsicht eine Sonderstellung ein, doch kann hier nicht näher darauf eingegangen werden. Bezüglich der Petromyzonten verweise ich auf die Arbeit von S. Hatta. Auch bei Petromyzon und Lepidosteus gehen die dorsale und ventrale Hälfte des Seitenrumpfmuskels noch ineinander über. Bei den übrigen Fischen sind beide Hälften des Rumpfmuskels durch ein quer liegendes, bindegewebiges Septum in ihrer ganzen Ausdehnung voneinander getrennt. Dasselbe erstreckt sich von der Wirbelsäule bis zur Haut, und da, wo letztere erreicht wird, verläuft die später zu besprechende „Linea lateralis" (vergl. die Sinnesorgane).

Digitized by Google

mal aller Wirbeltiere und steht mit der Segmentierung des Achsenskelettes und der Spinalnerven in korrespondierendem Verhältnis.

Schon bei Fischen und Dipnoërn kommt es an der ventralen Körperseite zu Differenzierungen gewisser Muskelkomplexe, die man als Vorläufer von geraden und schiefen Bauchmuskeln (M.m. rectus et obliqui abdominis) bezeichnen kann[1]). Im Gegensatz dazu besitzt die dorsale Hälfte der Parietalmuskeln durch die ganze Wirbeltierreihe hindurch ein konservativeres, d. h. ein

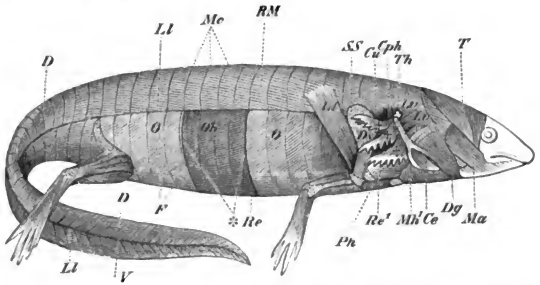


Fig. 154. Die gesamte Muskulatur von Siredon pisciformis. *Ce* Keratohyoides externus, *Cph* Halsursprung des Constrictor pharyngis, *Cu* Cucullaris, *D* dorsale und *V* ventrale Hälfte der Schwanzmuskeln, *Dg* Digastricus mandibulae, *Ds* Dorsalis scapulae, *Ll* Linea lateralis, *Lt* Latissimus dorsi, *Lv* Levator arcuum branchialium, *Ma* Masseter, *Mc* Myocommata des Rückenteils der Seitenrumpfmuskulatur, *Mh*[1] Mylohyoideus, (hintere Portion), *O, O* oberflächliches, von der Linea lateralis entspringendes und in die Faszie *F* ausstrahlendes Stratum des M obliquus abdominis externus. Bei * ist ein Stück davon ausgeschnitten, so dass das zweite, tiefe Stratum dieses Muskels (*Ob*) frei zutage liegt. Bei *Re* geht dessen Faserverlauf aus der schiefen Richtung in die gerade über (beginnende Differenzierung des Rectus abdom.) Bei *Re*[1] sieht man das Rektussystem zum Viszeralskelett verlaufen. *Ph* Procoraco-humeralis, *RM* dorsale Hälfte der Seitenrumpfmuskulatur (Rückenmuskeln), *SS* Suprascapula, *T* Temporalis, *Th* Gl. thymus, ††† Levator branchiarum.

ursprünglicheres Verhalten, als die ventrale, was wohl darauf zurückzuführen ist, dass letztere die in ihrem Volumen starken Schwankungen unterliegende Leibeshöhle zu umschliessen hat.

Amphibien.

Bei Urodelen kann man in der ventralen Rumpfregion primäre und sekundäre Muskeln unterscheiden. Beide Gruppen sind, wie die dorsalen Rumpfmuskeln, segmentiert. Die primären bestehen

[1]) Bei Selachiern z. B. ist ein schräger Faserverlauf, im Sinn eines Obliquus internus der höheren Wirbeltiere zu konstatieren. Nahe der ventralen Mittellinie gehen die Fasern in eine gerade Richtung über (= M. rectus). Bei Ganoiden und Teleostiern kommt noch eine laterale Muskelschicht dazu, deren Fasern sich mit der sogenannten medialen Schicht kreuzen (= Obliquus externus), und beide Obliqui treten hier bereits mit Rippen in Verbindung (= Mm. intercostales).

Digitized by Google

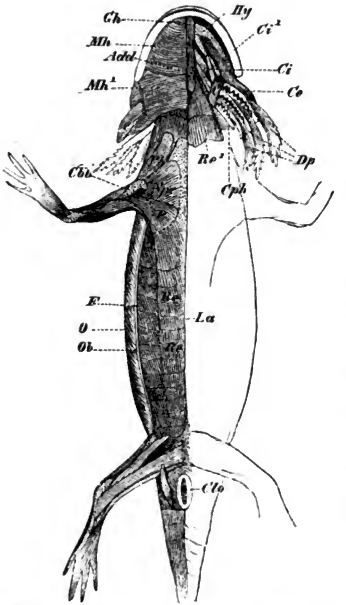


Fig. 155. Die gesamte Muskulatur von Siredon piciformis von der Ventralseite. *Add* Adductor arcuum branchialium, *C* Constrictor arcuum branchialium, *Cbb* Coraco-brachialis brevis, *Ce*, *Ci* Keratohyoideus externus und internus. Ersterer befestigt sich am Hyoid (*Hy*), *Clo* Kloake, *Cph* vom hintersten Kiemenbogen entspringende Portion des Constrictor pharyngis, *Dp* Depressores branchiarum, *Gh* Geniohyoideus, *La* Linea alba abdominis, *Mh*, *Mh*¹ vordere und hintere Portion des Mylohyoideus, welcher in der Mittellinie durchschnitten ist, so dass hier die eigentliche Viszeralmuskulatur frei zutage liegt. *O* Oberflächliches Stratum des Obliquus externus, bei *F* in die Faszie ausstrahlend, welche hier durchschnitten ist, *Ob* zweites (tiefes) Stratum desselben Muskels, *Re* Rectus abdominis, bei *Re*¹ in die Viszeralmuskulatur (Sterno-hyoideus) und bei *P* in den Pectoralis major ausstrahlend, *Ph* Clavículo-humeralis, *Spc* Supracoracoideus.

aus den durch direktes Auswachsen des Muskelblattes vom Urwirbel her sich bildenden Mm. obliqui interni, sowie aus den von der ventralen Kante des Myomers aufwärts wachsenden Mm. obliqui externi[1]).

Beide Obliqui stehen gegen die ventrale Mittellinie hin in primitivem Zusammenhang mit der Fasermasse des M. rectus.

Die sekundären Muskeln dagegen sind aus einer Abspaltung jener primären, mit der Muskulatur der Fische vergleichbaren Muskeln hervorgegangen und bestehen aus einem M. obliquus externus superficialis, einem M. rectus superficialis, transversus und einem von Wirbelkörper zu Wirbelkörper verlaufenden M. subvertebralis. Diese Muskeln, welche offenbar in Anpassung an das Landleben entstanden sind, spielen nur bei caducibranchiaten Urodelen eine Rolle und treten hier erst zur Zeit der Larvenmetamorphose in die Erscheinung, während die primäre Muskulatur eine grössere oder geringere Rückbildung eingeht. Infolgedessen trifft man bei den verschiedenen Urodelen die allergrössten Verschiedenheiten. Im Gegensatz dazu zeigen bei Anuren primäre und sekundäre Muskeln ein einheitliches und relativ einfaches Verhalten. Bei erwachsenen Tieren unterscheidet man einen segmen-

[1]) So tritt also auch hier der phylogenetisch älteste, ventrale Muskel, der Obliquus internus, zuerst in die Erscheinung.

Digitized by Google

tierten und zum Teil in den M. sterno-hyoideus übergehenden M. rectus, sowie einen nicht segmentierten M. obliquus externus und transversus abdominis. Dazu kommt ein vom M. obliquus externus sich abspaltender M. cutaneus abdominis. Von einem M. obliquus internus ist bei erwachsenen Tieren nichts mehr nachzuweisen; er ist bei Anuren ganz auf das Larvenleben beschränkt. Jene Verschiedenheit im Verhalten der Bauchmuskulatur der Anuren gegenüber derjenigen der Urodelen und Amnioten ist auf die gewaltige Ausdehnung des Darmrohres, bezw. auf die Auftreibung der Bauchwand zurückzuführen.

Reptilien.

Bei Reptilien erheben sich die Parietalmuskeln auf eine wesentlich höhere Entwickelungsstufe. Es kommt dies zum Ausdruck in der bedeutenderen Beweglichkeit des Rumpfes und der feineren Ausgestaltung des Skelettes, die sich namentlich in den Rippen und dem Schultergürtel ausspricht. Auch die veränderte, rhythmisch werdende Respirationsweise, bezw. die mehr und mehr sich entfaltende Lunge spielen dabei eine grosse Rolle.

In den ventralen Rumpfmuskeln der Reptilien sind nun aber nicht etwa nur die sekundären, sondern auch die primären Amphibienmuskeln mit enthalten, und sie haben bei den ersteren nur eine verschiedene Ausbildung und weitere Wachstumsrichtung erfahren. Dadurch, sowie auch durch den verschiedenen Nervenverlauf am Rumpfe erscheinen Verhältnisse angebahnt, die zu den Säugetieren überleiten. Die primitive Segmentierung kann erhalten oder mehr oder weniger verwischt sein, in welchem Falle dann die betreffenden Muskeln zu breiten Platten konfluieren.

Immer deutlicher bereitet sich eine Scheidung vor in Brust und Bauch, und es kommen zu den bei Amphibien bestehenden vier Muskelschichten noch gut ausgeprägte, die Homologa der primären Bauchmuskeln der Amphibien darstellende Mm. intercostales interni und externi hinzu. Auch der zum System der Mm. intercostales interni gehörige M. obliquus profundus und der mediale, tiefe M. rectus abdominis entsprechen den primären Muskeln. Höchst wahrscheinlich stellen auch der M. obliquus internus und die Mm. intercostales interni der Reptilien die direkten Homologa des M. obliquus internus der Amphibien dar, und dass der Transversus (er fehlt den Schlangen) von den Urodelen ebenfalls direkt übernommen wurde, kann keinem Zweifel unterliegen. Ein M. subvertebralis, von Rippe zu Rippe verlaufend, ist auch bei Reptilien vorhanden, fehlt aber in der Lendengegend. Ein M. quadratus lumborum (= Lumbalteil des Intercostalis) tritt zum erstenmal bei Reptilien auf, und aus einer Differenzierung dieses Muskels gehen dann weiterhin der M. psoas major und minor hervor. Auch diese beiden Muskeln entstammen also der lateralen Rumpfmuskulatur („Mm. lumbales praevertebrales", F. Pardi).

Während das Rectussystem bei Amphibien noch jenseits des Schultergürtels zum Teil direkt auf die Halsmuskulatur fortgesetzt erscheint, erfährt dasselbe bei Reptilien durch das Sternum nach vorne

Digitized by Google

zu eine Abgrenzung, so dass man eine prä- und poststernale Partie zu unterscheiden hat. Der stets stark entwickelte Rectus abdominis kann in verschiedene Portionen, d. h. in eine segmentierte mediale und unsegmentierte laterale Portion zerfallen, jedoch erscheint ein direkter Vergleich mit den Verhältnissen bei Urodelen nicht überall und ohne weiteres zulässig. In mancher Hinsicht handelt es sich dabei um neue, selbständige Erwerbungen. Der M. pyramidalis ist mit dem gleichnamigen Muskel der Säuger nicht vergleichbar.

Während sich in der dorsalen Hälfte des Seitenrumpfmuskels der Urodelen noch kein besonderer Differenzierungsprozess bemerklich macht, ist dies in der Reihe der Reptilien in hohem Grade der Fall. Man unterscheidet hier einen M. longissimus, ileocostalis, Mm. interspinales, semispinales, multifidi, splenii, levatores costarum samt den zu den letzteren gehörigen Scaleni.

Abgesehen von der Region der Kloaken und der Schwanzwurzel, wo es ebenfalls zur Herausbildung neuer Muskeln [Ileo-, Ischio-, Pubo- und Lumbocaudalis, d. h. zu Hebern, Beugern, Vorwärtsziehern des Schwanzes, zu Muskeln des Afters (diese beginnen übrigens schon bei Anuren aufzutreten) und der Geschlechtsorgane] kommt, bewahrt die übrige Kaudalmuskulatur ihr primitives, von den Ahnen her vererbtes Verhalten. Erst bei den Vögeln emanzipiert sich der Sphincter cloacae von der Wirbelsäule, während bei den Krokodilen z. B. noch der M. ischiocaudalis als Sphincter cloacae fungiert.

Vögel.

Bei den Vögeln ist der ursprüngliche Charakter der Stammmuskulatur noch ungleich verwischter als bei Reptilien.

Dies beruht in erster Linie auf der gewaltigen Entwickelung der Vorderextremitätenmuskeln, wie vor allem des Pectoralis major und der damit Hand in Hand gehenden Verlängerung des Brustbeines nach rückwärts[1]).

Der M. obliquus abdominis externus und internus[2]) sind vorhanden, allein nur spärlich entwickelt, was namentlich für den letzteren gilt, der geradezu in Rückbildung begriffen scheint. Ein Transversus ist in der Bauchregion nicht einmal mehr in Spuren nachweisbar, dagegen tritt jederseits ein von jetzt an frei

[1]) Dabei ist zu bemerken, dass die Grösse des in seiner Ausbildung sehr variierenden Pectoralis major nicht vollkommen mit der Flugfähigkeit koinzidiert: kleinere, schnell fliegende Vögel besitzen einen relativ viel mächtigeren Muskel, als die grösseren, ruhig schwebenden Gattungen, bei denen andere Vorrichtungen eine Ersparnis an Muskelmaterial gestatten. Bei den Ratiten ist der Muskel immer klein und dünn. Im allgemeinen schon bei Reptilien vorgebildet, erreicht er bei Karinaten eine grössere Kompaktheit und Selbständigkeit; überdies enthält er Elemente, welche dem Pectoralis major und minor des Menschen entsprechen.

[2]) Während der Obliquus internus bei Amphibien und Reptilien noch einen thoraco-abdominalen Muskel darstellt, wird er bei Vögeln und Säugern zu einem rein abdominalen. Im Thorakalabschnitt sind dann hier nur die Interkostalmuskeln erhalten. Der M. obliquus externus behält länger eine thorakal-abdominale Ausbildung, aber auch bei ihm erfolgt von vorne her eine allmähliche Reduktion des thorakalen Abschnittes.

Digitized by Google

werdender, unsegmentierter, oral- und kaudalwärts reduzierter Rectus auf. Er sowohl, wie die schiefen Bauchmuskeln wirken durch Herabziehung der Rippen als kräftige Inspiratoren und zugleich als Kompressoren der Bauchhöhle.

Die Intercostales externi und interni sind kräftig angelegt, und zum erstenmal tritt an der Innenfläche der Sternalenden der Rippen ein Triangularis sterni auf (letzter Rest des Transversus).

Die dorsale Partie der Stammmuskulatur zeigt sich im Bereich des Rumpfes nur sehr spärlich, am Halse dagegen ausserordentlich reich entwickelt.

Beim Vogel erscheint alles darauf berechnet, dem hoch entwickelten, den ganzen Organismus tief beeinflussenden Respirationssystem, beziehungsweise dem Flugapparat, eine möglichst grosse Zahl von Muskeln dienstbar zu machen, und darin liegt eine wesentliche Differenz gegenüber den Reptilien (vergl. den Respirationsapparat der Vögel).

Säuger.

Bei den Säugern sind stets drei Seitenbauchmuskeln, nämlich ein einfacher M. obliquus externus, internus und transversus, vorhanden. Der M. obliquus externus besitzt bei zahlreichen Säugetieren, vor allem bei Tupaia und Prosimiern, Zwischensehnen, welche auf den ursprünglich segmentalen Charakter zurückweisen. Im allgemeinen aber stellen jene Muskeln einheitliche breite Platten dar. Gegen die ventrale Mittellinie zu strahlen sie in starke Aponeurosen aus, welche den Rectus abdominis einscheiden. Letzterer ist auch hier, wie bei Vögeln, jederseits nur einfach und besitzt eine wechselnde Zahl von Myocommata; nie hängt er mehr, was z. B. noch bei Urodelen der Fall ist, mit dem Sternohyoideus und Sternothyreoideus etc. zusammen, sondern stets schiebt sich, wie dies bei den Sauropsiden schon erwähnt wurde, zwischen beide das Sternum ein. Immerhin reicht er da und dort, wie z. B. bei niederen Primaten, weit nach vorne bis in das Gebiet der ersten Rippe. Bei höheren Formen zeigt er eine mehr oder weniger starke Verkürzung, und den höchsten Grad eines Verlustes von Myomeren erreicht er bei den Anthropoiden und dem Menschen. Den Übergang vermitteln die Hylobates-Arten[1]).

An der Ventralseite des Rectus abdominis liegt bei Schnabel- und Beuteltieren der kräftige M. pyramidalis. Er nimmt seinen Ursprung breit von dem inneren Rand der Beutelknochen und kann bis zum Sternum emporreichen. Er ist der eigentliche Muskel der Beutelknochen, obgleich unmittelbare Beziehungen der letz-

[1]) Dieses Zurückweichen des Rectus steht in wichtiger Beziehung zu dem grossen Adductor (Pectoralis major) der oberen Extremität, insofern sich nämlich erst mit dem Zugrundegehen oberer Rectusportionen die Ursprungsbündel des M. pectoralis major (dasselbe gilt auch für den M. pectoralis minor) der festen vorderen, durch Rippen gebildeten Thoraxfläche zu bemächtigen vermögen. Wo, wie bei niederen Affen, der M. rectus vorne den Thorax bis zum lateralen Rande des Sternums überlagert, wo also noch ganz primitive Verhältnisse vorliegen, da sind die vom Skelett entspringenden Zacken der Mm. pectorales auf das Sternum angewiesen.

Digitized by Google

teren zu ihm nicht existieren, denn mit dem Verlust der Beutelknochen unterliegt bei den höheren Säugern zwar meistens, aber durchaus nicht immer (Ausnahmen bei Insektivoren), auch der M. pyramidalis einer Reduktion, resp. einem gänzlichen Schwund. Er ist übrigens häufig bis zu den Primaten hinauf noch in Spuren nachweisbar und entspringt dann stets in paariger Anordnung vom horizontalen Schambeinast, rechts und links von der Mittellinie. Höchstwahrscheinlich ist der M. praeputialis des Hundes vom M. pyramidalis abzuleiten. Dass das Auftreten eines M. sphincter marsupii mit dem Beutel verknüpft ist, wurde oben schon erwähnt (vergl. Fig. 26 und 150).

Wie bei den Sauropsiden, so begegnen wir auch bei Säugern dem M. obliquus abdominis externus und internus in der Brustgegend wieder unter der Form der Mm. intercostales externi und interni. Ein M. subvertebralis ist als ein M. longus colli et capitis vorhanden.

Der M. quadratus lumborum ist, wie sie bei den Reptilien angedeutet wurde, zu beurteilen.

Was ich oben von der Differenzierung der dorsalen Partie der Rumpfmuskulatur der Reptilien gesagt habe, gilt im wesentlichen auch für die Säuger. Hier wie dort erhält sich die Metamerie auf der dorsalen Rumpfwand länger als auf der ventralen.

Bei der Schwanzmuskulatur hat man Flexoren, Extensoren und Abduktoren zu unterscheiden. Dieselben stehen bezüglich ihrer Ausbildung in gerader Proportion zu der Mächtigkeit des Schwanzes und werden dem entsprechend mit der Reduktion des Schwanzes ebenfalls eine Rückbildung erfahren. Der Mensch mit seiner rudimentären Schwanzwirbelsäule und seinem „aufgerichteten Becken" bietet hierfür ein typisches Beispiel. Man erkennt hier, dass ein Teil der betreffenden Muskeln (M. pubo- und ileo-coccygeus) ihrer ursprünglichen Funktion verlustig gehen, aus ihrer Stellung als ursprüngliche Haut- (M. pubo-coccygeus), bezw. als reine Skelettmuskeln (M. ileo-coccygeus)[1]) ausscheiden und ein einheitliches Gebilde formieren, welches durch seinen engen Anschluss an den Mastdarm und durch seine Eigenschaft als abschliessender Bestandteil der Beckenhöhle eine andere Funktion gewinnt. Dies ist der Levator ani oder das Diaphragma pelvis, an dem man drei morphologisch und phylogenetisch verschiedene Portionen, nämlich eine Pars pubica, Pars ischiadica und eine Pars iliaca unterscheiden kann.

Inwieweit der Sphincter ani externus, die äusseren Geschlechtsmukeln und der M. transversus perinei profundus auf den ursprünglichen Sphincter cloacae der Amphibien und Sauropsiden zurückgeführt werden können, müssen genauere Untersuchungen zeigen.

In der Reihe der Säugetiere sollen der M. pubo-coccygeus, resp. die Pars pubica des Levator ani, sowie die Mm. sphincter ani externus, bulbo- und ischio- cavernosi als abgespaltene Portionen eines früheren, ursprünglich den ganzen Rumpf überziehenden Hautmuskels („M. cutaneus maximus") zu betrachten sein.

[1]) Der Ileo-coccygeus und Ischio-coccygeus waren ursprünglich mediale und laterale Flexores caudae (Mm. sacro-coccygei anteriores).

Digitized by Google

b) Diaphragma.

Bei der Bildung des Zwerchfells oder des Diaphragma handelt es sich um eine in der Vertebratenreihe ganz allmählich sich anbahnende, in ihren letzten Ursachen noch keineswegs ganz verständliche Abkammerung des Cöloms (Pleuroperitonealhöhle, in zwei Abteilungen: eine Herzbeutelbrusthöhle und eine Abdominalhöhle. Diese zwei, bezw. drei serösen Höhlen des Körpers lassen sich in ihrem Zustandekommen nur verstehen, wenn man zugleich auch die Entwickelung der primitiven Nieren-, resp. Urogenitalfalten, des Peritoneums, der Leber, der Lungen, sowie sämtlicher in den rechten Vorhof des Herzens sich ergiessender grosser Venen in den Kreis der Betrachtung zieht (Ligamentum hepato-cavo-pulmonale und Lig. hepato-pulmonale).

Bezüglich der sich hier abspielenden, ausserordentlich komplizierten Vorgänge muss ich auf Spezialarbeiten, wie namentlich auf die von Uskow, His, Ravn, Giglio-Tos, Mathes, Bertelli, Hochstetter, von Gössnitz und Bolk, sowie auf die verschiedenen Lehrbücher über Entwickelungsgeschichte verweisen[1]).

Erst von den Sauropsiden an bahnt sich jene oben erwähnte Scheidung der Pleuroperitonealhöhle deutlicher an, und dies gilt für Chelonier, Echsen, Krokodile[2]) und Vögel. Hier handelt es sich schon um fleischige Elemente („M. subperitonealis"), welche von der Wirbelsäule und von den Rippen entspringen[3]), deren Innervation aber eine Homologisierung mit dem Diaphragma der Säuger nicht gestattet. Es handelt sich also nur um einen Fall von Analogie. Dazu kommt noch, dass das Pericardium bei Sauropsiden noch in der allgemeinen Körperhöhle liegen bleibt, also vom Cavum abdominale noch nicht abgekammert wird. Dies wird erst durchgeführt bei den prinzipiell denselben Bildungs-Modus zeigenden Säugetieren, wo ein kuppelartiges, von der Wirbelsäule, den Rippen und dem Sternum entspringendes Zwerchfell in die Erscheinung tritt. Es wird vom Oesophagus, der Aorta, der unteren Hohlvene, der V. azygos und hemiazygos, dem Ductus thoracicus, sowie von wichtigen Nervenstämmen durchbohrt und kann ganz aus Muskulatur bestehen (z. B. bei Echidna, Delphinus und Phocaena) oder es besitzt auch noch eine Sehnenplatte, das sogen. Centrum tendineum, mit welchem der Herzbeutel bei den höchsten Primatenformen, inkl. Homo, sekundär verwächst. Die Nerven stammen aus dem Plexus cervicalis

[1]) Vergl. auch H. Rabl: Über die Entwickelung des Tubentrichters bei Salamandra (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 64). Nach Rabl soll die dorsale Zwerchfellsanlage der Säuger bereits bei den Larven der Urodelen vorhanden und bei erwachsenen Tieren der laterale Teil des Ligamentum coronarium hepatis mit der Membrana pleuroperitonealis zu homologisieren sein.

[2]) Nur bei Krokodilen unter allen Reptilien kommt es zu einer vollkommenen Scheidung der Pleurahöhlen von der Peritonealhöhle. Bei manchen Sauriern bildet sich nur eine Abklammerung des rechten Pleuraraumes vom Cavum peritonei; linkerseits dagegen bleiben beide in Kommunikation.

[3]) Auch bei den Amphibien (Rana) wurden vom M. transversus stammende Fasern als zwerchfellartig angesprochen, allein es erscheint sehr fraglich, ob hier eine Homologie mit dem M. diaphragmaticus der Säuger vorliegt, da bei den letzteren die topographischen Beziehungen ganz andere sind, und der M. rectus abdominis beim Aufbau des Zwerchfells eine Hauptrolle spielt.

Digitized by Google

(N. phrenicus), doch schwankt der Ursprung in weiten Grenzen. In erster Linie kommen der 4. und 5. Cervikalnerv in Betracht. Mit dem 3. und dem 8. Cervikalnerven sind wohl die äussersten Grenzen nach oben und unten gegeben. Jedenfalls handelt es sich also um eine polymere, auf den ventralen Teil mehrerer Myotome zurückführbare Anlage[1]) und was die Genese im speziellen betrifft, so sei darüber folgendes bemerkt.

Das Diaphragma der Säugetiere lässt in seiner Ontogenese einen Descensus erkennen, welcher aufs engste an denjenigen des Herzens, bezw. des Herzbeutels gebunden ist. In die ursprüngliche bindegewebige Anlage („Septum transversum") wächst die diaphragmatische Muskulatur erst sekundär ein. Jene erste Anlage liegt ventral jederseits von der Mittellinie, und von ihr geht alle weitere Bildung derart aus, dass der letzte Abschluss lateral und hinten erfolgt. Dieser Bildungsgang lässt sich auch nicht selten in jenen teratologischen Fällen erkennen, wo es hinten und seitlich von der Wirbelsäule nicht zu einer Vereinigung der Pars costalis mit der Pars lumbalis des Diaphragmas kommt. („Angeborene Zwerchfellsdefekte"). (v. Gössnitz).

Sehr zu beachten ist, dass sowohl hinsichtlich der Art der Innervierung, als auch der Muskelgruppierung am Säugetier-Diaphragma jederzeit zwei Partien wohl zu unterscheiden sind, nämlich eine Pars costo-sternalis und eine Pars lumbalis.

Die häufig zum Zwerchfell gelangenden mittleren und unteren Interkostalnerven sind sensitiver Natur.

Wenn nun auch, alles in allem erwogen, die Urgeschichte des Säugetier-Zwerchfells noch im Dunkeln liegt, so ist doch soviel sicher erwiesen, dass dasselbe mit der Entwickelung des Thorax und mit den veränderten Atmungsverhältnissen in engem Kausalnexus steht. Es handelt sich also dabei um einen wichtigen Respirationsmuskel und weiterhin auch um eine Hilfskraft beim Zustandekommen der sogen. Bauchpresse.

c) Muskeln der Gliedmassen.

Die Muskeln der Gliedmassen sind als Abkömmlinge (Sprossen) der ventralen Rumpfmuskeln zu betrachten, und dieselben in ihren Einzelkomponenten auf letztere, d. h. auf die verschiedenen Myotome, zurückzuführen, muss als erstrebenswertes Ziel betrachtet werden[2]). Ihre Zugehörigkeit zu den Rumpfmuskeln spricht sich, abgesehen von der Innervation durch ventrale Spinalnerven, auch noch in der Ontogenese zahlreicher Anamnia aus, während bei Amnioten die ursprüngliche Bildungsweise mehr oder weniger verwischt ist. Es handelt sich hier um eine abgekürzte Entwickelung.

Bei Fischen und noch mehr bei Dipnoërn lässt sich die Gliedmassenmuskulatur (und dies gilt im allgemeinen auch für die übrigen

[1]) Über die verwandtschaftlichen Beziehungen des M. diaphragmaticus zum M. subclavius vergl. von Gössnitz und Bolk.

[2]) Gleichzeitig werden neben der Myotomie der Extremitäten auch die metamere Innervationsweise der Haut und die Metamerie der Skeletteile, d. h. das Dermatomensystem und die Sklerozonie, zu ermitteln sein. Für die Säugetiere ist hierin schon ein rühmlicher und erfolgreicher Anfang gemacht (Bolk, Sherrington).

Digitized by Google

Wirbeltiere) in zwei Abteilungen bringen. Die eine greift von der Seitenrumpfmuskulatur, und zwar teils von der dorsalen, teils von der ventralen Hälfte auf den Schulter- und Beckengürtel über, die andere liegt im Bereich der freien Extremität. Letztere besteht bei den Fischen und Dipnoërn im wesentlichen aus Levatoren, Abduktoren und Depressoren der Flosse, und diese können wieder in mehrere Schichten, in tiefe und hohe, zerfallen. Schon bei Amphibien, wo, wie auch bei den höheren Wirbeltieren, eine ungleich geringere Myomeren-Zahl am Aufbau der Gliedmassen-Muskulatur sich beteiligt, als dies bei Haifischen der Fall ist, werden die Verhältnisse, entsprechend der Umwandlung der Flosse in ein Gehorgan, d. h. in einen Komplex mehrerer Hebel, viel komplizierte. Es treten Heber, Senker, Anzieher, Rückwärts-, Vorwärts-Zieher und Dreher des Schulter- und Beckengürtels auf. Dazu gesellen sich dorsal liegende Strecker und ventral angeordnete Beuger der freien Extremitäten, und diese gliedern sich wieder in solche des Oberarmes und Oberschenkels, des Vorderarmes und Unterschenkels, der Hand, des Fusses, der Finger und Zehen. Kurz, die Mannigfaltigkeit der Differenzierung nimmt von den Urodelen an durch die Reihe der Reptilien und Vögel hindurch bis zu den Säugetieren beständig zu. Dabei tritt ihr Einfluss auf die Umgestaltung des Skelettes, wie vor allem auf den Viszeralschädel, die Scapula, das Becken und den Tarsus deutlich hervor.

Es liegt auf der Hand, dass die Muskulatur wie überall, so auch im Bereich der Extremitäten, in Anpassung an die Lebensverhältnisse die allergrösste Variationsbreite aufweist, wie dies namentlich bei grabenden und fliegenden Tieren hervortritt. Aber nicht nur dadurch erweist sich die Muskulatur und ihre Innervation vielfach verschieden, sondern auch durch die teils phylogenetisch, teils noch ontogenetisch vor sich gehende Wanderung der Gliedmassen unterliegt sie den allermannigfachsten Abänderungen, Verschiebungen etc.

Die wichtigsten Schultermuskeln, welche wir bei höheren Formen einen immer breiteren Ursprung am Rumpfe gewinnen sehen, sind der Cucullaris, der morphologisch zu ihm gehörige Sternocleido-mastoideus (beide sind durch den Accessorius versorgt), die Rhomboidei und der Levator scapulae. Es handelt sich dabei um Dreher-, Vor- und Rückwärtszieher des Schulterblattes. Als Antagonisten dieser Muskeln fungieren der Serratus anticus major und der Pectoralis minor.

Am Beckengürtel, dessen Beweglichkeit derjenigen des Schulterblattes gegenüber sehr in den Hintergrund tritt, darf man nicht ohne weiteres auf homologe Muskelgruppen schliessen; man hat es vielmehr in sehr vielen Punkten mit ganz anderen, der verschiedenen physiologischen (mechanischen) Aufgabe der hinteren Extremität entsprechenden Verhältnissen zu tun. So kommen z. B. die Homologa der auf die Bewegung, bezw. Fixation des Schulterblattes berechneten Muskeln (Levator anguli scapulae, Rhomboideus, Serratus magnus) im Bereich des Beckens in Wegfall. Viel grösser, und namentlich bei Urodelen sehr deutlich sich aussprechend, ist die Ähnlichkeit der im Dienst der freien vorderen und hinteren Extremität stehenden Muskulatur. Hier wie dort finden sich Aus- und

Digitized by Google

Einwärtsdreher des Oberarmes wie des Oberschenkels, ferner an der medialen Seite mächtige Anzieher (Adduktoren). Entsprechend der verschiedenen Winkelstellung des Ellbogen- und Kniegelenkes liegen die Streckmuskeln der vorderen Extremität an der hinteren, die der hinteren Extremität an der vorderen Peripherie, und gerade umgekehrt liegen die Beuger. Aus letzteren sind auch die an der Vorderextremität viel schärfer als an der hinteren individualisierten **Pronatoren** hervorgegangen. Die **Supinatoren** nahmen ihre Entstehung aus Streckmuskeln (vergl. das Nervensystem)[1].

Wie am Unterschenkel und am Fuss, so kommt es auch am Vorderarm und an dem bei gewissen Säugetiergruppen funktionell wichtigsten Gliedmassenabschnitte, der Hand, bei verschiedenen Tiergruppen zu einer sehr verschiedenen Abspaltung einzelner Muskelschichten. Die betr. Muskeln stehen in ihrer Differenzierung im allgemeinen in gerader Proportion zu den physiologischen Leistungen des Fusses und der Hand, so dass bei der Primaten- und speziell bei der Menschenhand die höchste physiologische Leistung vorausgesetzt werden darf (vergl. das Hand- und Fuss-Skelett).

d) Die Augenmuskeln.

Die Augenmuskeln sollen erst bei der Anatomie des Sehorganes eine Besprechung finden.

Viszerale Muskeln.

Eine gesonderte morphologische Stellung nehmen die Muskeln des Viszeralskeletts (Kiemen- und Kiefer-Muskeln) ein, und zwar sowohl hinsichtlich ihrer Genese, als hinsichtlich ihrer Innervation (vergl. das Nervensystem).

Fische.

Die Viszeralmuskulatur der Fische ist bei Selachiern[2]) am besten bekannt und lässt sich nach M. Fürbringer folgendermassen einteilen:

A. Kraniale oder **zerebrale Muskeln,** ursprüngliche Quer- oder Ringmuskeln.

Versorgende Nerven: V, VII, IX und X.

1. Constrictor arcuum visceralium, inkl. constrictor superficialis dorsalis und ventralis.

Levator labii superoris . . . } Innerv. durch V.
„ palpebrae nictitantis[3]) . }

[1]) Wo es sich um Rückbildungsprozesse am Skelett handelt, gewinnen jene auch immer Einfluss auf die betreffenden Muskeln. So tritt bei Scinken mit einer Verkümmerung des Gliedmassenskelettes gleichzeitig auch eine in distal-proximaler Richtung fortschreitende Verkümmerung der zugehörigen Muskulatur ein.

[2]) Eine eigenartige, auf das umgeänderte Kopfskelett (Saugapparat) und die Verhältnisse des Kiemenkorbes zurückführbare cranio-viszerale Muskulatur besitzen die Cyklostomen. Sie wird hier sekundär von der Rumpfmuskulatur überlagert.

[3]) Dieser Muskel hat mit den Augenmuskeln der übrigen Vertebraten nichts zu schaffen.

Digitized by Google

Levator rostri „ hyomandibularis Depressor rostri „ mandibularis und hyomandibularis	Innerv. durch VII.
Interbranchiales	„ „ IX, X.
Trapezius	„ „ X.
2. Arcuales dorsales	„ „ IX, X.
3. Adductores (inkl. Adductor mandibulae)	„ „ V.
und Abductores arcuum branchialium	„ „ IX, X.

B. Spinale Muskeln, ihrer morphologischen Stellung nach Längsmuskeln, welche, wie die übrige Rumpfmuskulatur, ursprünglich in Myomeren gesondert waren, und welche sich schon in sehr früher phylogenetischer Zeit mit dem Viszeralskelett in Verbindung gesetzt haben.

Versorgende Nerven: Nervi spino-occipitales[1]) (früher „ventrale Vaguswurzeln" genannt) und Nervi spinales.

a) Epibranchiale spinale Muskeln im dorsalen Bereich des Viszeralskeletts.

4. Subspinalis	Innerv. durch Nn. spino-occipitales.
5. Interbasales	Innerv. d. Nn. spino-occipitales u. mitunter durch N. spinalis I.

b) Hypobranchiale spinale Muskeln im ventralen Bereich des Viszeralskelettes.

6. Coraco-arcuales, inkl. Coraco-branchiales, Coraco-hyoideus und Coraco-mandibularis	Innerv. durch Nn. spinales und z. T. durch den oder die letzten N. spino-occipitales.

Bei Ganoiden, Dipnoërn, Teleostiern, Amphibien und Amnioten existieren keine epibranchialen spinalen Muskeln, während die hypobranchialen in einer (den Selachiern gegenüber) stark veränderten Form fortbestehen. Sehr vereinfacht sind sie z. B. bei Teleostiern. Bei Amphibien handelt es sich dabei um die nur partiell durch Sternum und Schultergürtel unterbrochene Fortsetzung des Rektussystems des Rumpfes (M. sterno-hyoideus). Der Grund jenes verschiedenen Verhaltens beruht auf den verschiedenen Lebensbedingungen, welchen sich das Viszeralskelett, bezw. die Respirationsorgane anpassen[2]).

[1]) Darunter versteht man spinale Nerven, die in den Verband der Occipital-Region des Cranium übergegangen sind (vergl. das Kapitel über das Nervensystem).

[2]) Von hohem Interesse ist das Viszeralmuskelsystem von Polypterus, welcher in diesem, wie auch in andern Punkten eine Zwischenstellung zwischen den Selachiern und den Urodelen einnimmt.

Digitized by Google

Amphibien.

Es ist a priori zu erwarten, dass die Muskulatur des Viszeralskelettes bei kiemenatmenden Amphibien reicher entwickelt ist, als bei lungenatmenden. Dort werden wir also primitiveren, an niedrigere Formen sich anschliessenden, hier dagegen modifizierten, resp. reduzierten Verhältnissen begegnen.

Die Muskulatur der Kiemenbogennerven kann man in drei Gruppen einteilen, in eine dorsale (Mm. levatores arcuum), eine mittlere (Kiemenbüschelmuskeln und M. ceratohyoideus externus), und in eine ventrale Gruppe (M. ceratohyoideus internus, Mm. subarcuales und M. interbranchialis 3 bezw. 4). Im Bereich der dorsalen Gruppe ist die Innervation eine streng branchiomere. Im Bereich der mittleren Gruppe greifen die verschiedenen Nervengebiete ineinander über, und in der ventralen Gruppe ist es zu ausgedehnteren Verschiebungen gekommen (Drüner).

Zwischen beiden Unterkieferhälften liegt als letzter Rest des M. constrictor superficialis ventralis der Fische ein in das Gebiet des dritten Trigeminusastes und des Facialis fallender, quergefaserter Muskel (M. mylohyoideus s. intermandibularis). Er steht als Heber des Bodens der Mundhöhle in wichtigen Beziehungen zum Atmungs-, sowie zum Deglutitionsgeschäft und setzt sich durch die ganze übrige Reihe der Wirbeltiere bis zum Menschen hinauf fort (Fig. 154, 155 *Mh Mhi*[1]).

Über dem Mylohyoideus, d. h. dorsal von ihm, liegt wieder die mit Myocommata versehene Fortsetzung der Stammmuskulatur, nämlich der Omo-, Sterno- und Geniohyoideus (Fig. 155 *Re*[1], *Gh*). Auch diese Muskeln, welche als Rück-, resp. als Vorwärtszieher des Viszeralskelettes fungieren, werden vom I. und II. Spinalnerven versorgt.

Im Gegensatz zu den Fischen kommt es bei Amphibien zur Differenzierung einer eigentlichen Zungenmuskulatur, nämlich zu einem Hyoglossus und Genioglossus. Auch diese sind aus dem vordersten Abschnitte der ventralen Stammmuskulatur hervorgegangen zu denken und setzen sich von den Amphibien auf alle übrigen Wirbeltiere fort. Ihr Innervator ist der Hypoglossus, resp. der I. oder selbst (Anuren) der II. Spinalnerv.

Was nun die Muskeln des Zungenbeines und der Kiemenbogen betrifft, so kann man sie bei Perennibranchiaten und Salamanderlarven nach Analogie der Fische in eine ventrale und in eine dorsale Gruppe einteilen; bei erwachsenen Salamandern und Anuren schwindet letztere, und nur die ventrale persistiert. Bei der Bewegung handelt es sich um eine Hebung und Senkung, Vor- und Rückwärtsziehung der Kiemenbogen.

Zu diesen Muskeln kommen bei kiemenatmenden Amphibien noch die vom IX. und X. Hirnnerv versorgten Heber, Senker und Anzieher der Kiemenbüschel (vgl. L. Drüner).

[1]) Der M. intermandibularis anterior wird nur vom 3. Trigeminusast, der M. intermandibularis posterior vom Trigeminus und Facialis gemeinsam, der M. interhyoideus, resp. die aus ihm sich differenzierenden Muskeln vom Facialis versorgt. Dem Facialis sind motorische Glossopharyngeus-Elemente beigemischt.

Digitized by Google

Die Kiefermuskeln zerfallen in einen vom N. facialis versorgten Senker (der hier noch einbäuchige Digastricus s. Biventer mandibulae, Fig. 154 *Dg*) und in mehrere in das Gebiet des III. Trigeminus fallende Heber des Unterkiefers (Masseter, Temporalis und Pterygoideus, Fig. 154 *Ma, T*) (= hohe und tiefe Portion eines Adductor mandibulae). Von diesen Muskeln ist der Biventer auf die zum Unterkiefer ziehende Portion des M. constrictor superficialis der Fische zurückzuführen. Er entstammt demselben Mutterboden, wie das Platysma, und wirkt als ein Öffner des Mundes.

Ein vorderer Biventer-Bauch tritt erst infolge einer Umlagerung der oberflächlichen Schicht des ursprünglich quer gefaserten M. mylohyoideus bei Säugern auf. Seine Verbindung mit der Sehne des hinteren Biventerbauches ist hier also erst sekundär entstanden, und dies gilt ebenso für die Beziehungen des M. mylohyoideus zum Zungenbein.

Die Mm. masseter, temporalis und pterygoidei sind auf den Adductor mandibulae der Selachier zurückzuführen.

Amnioten.

Mit der Vereinfachung des Viszeralskelettes ist bei Amnioten auch eine bedeutende Reduktion der zugehörigen Muskulatur eingetreten. Selbstverständlich fehlen sämtliche auf die Kiemenatmung berechnete Muskeln, und die ventrale Stammmuskulatur wird, wie schon oben erwähnt, in ihrem Lauf nach vorwärts stets durch das Brustbein, resp. den Schultergürtel unterbrochen. Gleichwohl aber begegnen wir auch hier an dem immer mehr zur Ausbildung kommenden Hals und am Boden der Mundhöhle den uns schon von den Amphibien her bekannten Muskeln, also dem Mylohyoideus, Sterno-, Omo- und Geniohyoideus, sowie dem Hyoglossus und Genioglossus. Dazu kommt noch ein M. sternothyreoideus und (in dessen Verlängerung gelegen) ein M. thyreohyoideus.

Eine sehr bemerkenswerte Muskelgruppe der Säuger stellen folgende, vom Processus styloideus oder vom Ligamentum stylo-hyoideum entspringende, zahlreichen Variationen unterworfene Muskeln dar: Mm. stylohyoidei[1]), styloglossi und stylopharyngei. Sie liegen teils im Facialis-, teils im Glossopharyngeus-Gebiet und wirken als Retraktoren der Zunge, sowie als Levatoren des Pharynx und Zungenbeines.

Die Kiefermuskeln sind dieselben wie bei den Amphibien, doch unterliegen sie, wie besonders die Pterygoidei, einer viel schärferen Differenzierung, d. h. sie zeigen eine fortgeschrittenere Abschichtung in hohe und tiefe, bezw. in äussere und innere Portionen und weisen eine durchweg kräftigere Ausbildung auf. Bei Vögeln, Reptilien und Säugern kann es noch zu sekundären

[1]) Vielleicht ist dieser Muskel zusamt dem M. stapedius (vergl. das Gehörorgan) von der dorsalen Portion der zum Hyoid laufenden tiefen Konstriktorschicht der Fische abzuleiten. Wahrscheinlicher ist es aber, dass er der ventralen Portion des genannten Konstriktors entspricht.

Digitized by Google

Abspaltungen kommen, wie z. B. im Bereich des M. temporalis.) Veränderte Skelettverhältnisse, Einflüsse des Gebisses.) Über den Biventer wurde oben schon das Nötige mitgeteilt.

Rückblick.

Die aus dem mittleren Keimblatt entstehende Muskulatur zerfällt ihrer histologischen Beschaffenheit nach in zwei Gruppen, nämlich in eine solche mit glatten und in eine mit quergestreiften Elementen. Erstere ist phylogenetisch älter und als Vorstufe der letzteren zu betrachten.

Während die glatten oder organischen Muskelfasern bei Wirbeltieren vorwiegend an die Eingeweide, die Haut und die Gefässe gebunden und dem Willen nicht unterworfen sind, findet die, fast ausnahmslos vom Willen beherrschte, quergestreifte oder animale Muskulatur, mit der wir es hier allein zu schaffen haben, ihre vornehmliche Verwendung im Dienste des Skelettes.

Hinsichtlich der Anordnung am Körper lässt sich im Muskelsystem jedes Wirbeltieres eine aus den Myotomen hervorgehende parietale Stammzone (Seitenrumpfmuskel) als älteste und ursprünglichste Muskelgruppe unterscheiden. Sie zerfällt sekundär in eine dorsale sowie in eine ventrale Partie und besteht aus einer grossen Zahl von metamer angeordneten Unterabteilungen (Myomeren). Zunächst in der dorsalen Rumpfregion auftretend und weiterhin dafür bestimmt, die fleischigen Körperwände zu bilden, bleibt sie nicht auf diese beschränkt, sondern erstreckt sich auch auf den Hals, sowie auf den Kopf, und gewinnt hier wichtige Beziehungen zum Viszeral-Apparat (M. coraco-hyoideus und Zungenmuskeln, Muskeln des Augapfels). Im übrigen nehmen die Kiefer- und Kiemenmuskeln als „viszerale Muskeln“ sowohl nach der genetischen Seite (Seitenplatten-Derivate) als hinsichtlich ihrer Innervation (V, VII, IX, X Hirnnerv) eine gesonderte morphologische Stellung ein.

Eine Gruppe für sich bilden die Hautmuskeln, welche sowohl von parietalen als von viszeralen Muskeln sich abspalten und Beziehungen zum Integument gewinnen können.

Wieder eine besondere Stellung nimmt das Zwerchfell ein, durch welches bei höheren Formen eine Abkammerung des Cöloms in ein Cavum abdominis und in ein Cavum thoracis erreicht wird. Ohne in die hierbei in Betracht kommenden ursächlichen Momente vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus einen klaren Einblick zu besitzen, kann man das Diaphragma in myologischer Hinsicht immerhin als Appendix der Rumpfmuskeln betrachten. — Auch die Gliedmassenmuskeln sind als Abkömmlinge der ventralen Zone des grossen Stamm-Muskel-Gebietes anzusehen.

Massgebend für den morphologischen Wert eines Muskels ist stets die betreffende Innervation.

D. Elektrische Organe.

Elektrische Organe finden sich bei gewissen Fischen, und zwar bei einem südamerikanischen Aale (Gymnotus electricus), einem in südlichen Meeren häufig vorkommenden Rochen (Torpedo marmorata) und bei einem afrikanischen Welse (Malo-

Digitized by Google

pterurus electricus). Gymnotus, der Zitteraal, besitzt weitaus die stärkste elektrische Kraft; an ihn reiht sich der Zitterwels und an diesen der Zitterrochen. Die elektrischen Batterien dieser drei Fische liegen an verschiedenen Körperteilen, so bei Torpedo in Form einer breiten, den ganzen Körper durchsetzenden Masse seitlich am Kopf zwischen den Kiemensäcken und dem Propterygium (Fig. 156 *E*), bei Gymnotus in der ventralen Hälfte des ausser-

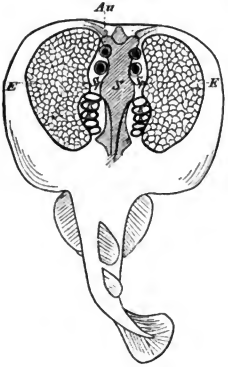


Fig. 156.

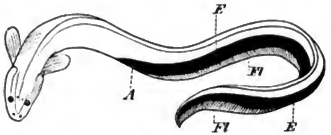


Fig. 157.

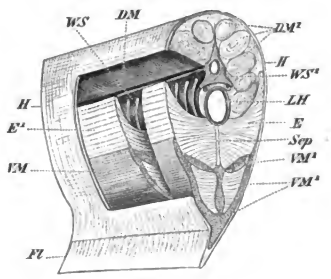


Fig. 157a.

Fig. 156. Torpedo marmorata, das elektrische Organ (*E*) freigelegt. *Au* Auge, *KK* Kiemen, *S* Schädel, *Sp* Spritzloch.

Fig. 157. Das elektrische Organ von Gymnotus electricus in seiner ganzen Ausdehnung.

Fig. 157a. Dasselbe im Querschnitt. *DM*, *DM*¹ dorsale, teilweise im Länge-, teilweise im Querschnitt sichtbare dorsale Hälfte des grossen Seitenrumpfmuskels, *E* das elektrische Organ im Querschnitt (*E*) und von der Seite (*E*¹), *Fl* Flosse, *H* äussere Haut, *LH* letztes Ende der Leibeshöhle, *Sep* sagittales, fibröses Septum, welches das elektrische Organ und die ventrale Rumpfmuskulatur in zwei gleiche Hälften scheidet, *VM*, *VM*¹ ventrale Hälfte des grossen Seitenrumpfmuskels, *WS*, *WS*¹ Wirbelsäule von der Seite mit den austretenden Spinalnerven und im Querschnitt.

ordentlich langen Schwanzes (Fig. 157, 157a, *E*), also an der Stelle, wo man sonst die ventrale Hälfte des grossen Seitenrumpfmuskels zu finden gewohnt ist.

Bei Malopterurus trifft man die Organe[1]) fast in der ganzen Zirkumferenz des Leibes, wo sie zwischen Haut und Muskulatur,

[1]) Sie bestehen, makroskopisch betrachtet, aus einer sulzigen, durchscheinenden grauen oder gelblich-grauen Masse, welche untrennbar mit der oberflächlichen Hautschicht ver-

Digitized by Google

namentlich an den Seiten, stark entwickelt sind und den Fisch fast seiner ganzen Länge nach mantelartig umhüllen. Auf dem Scheitel reichen sie bis zur Querebene der Augen nach vorne, ebenso dringen sie ventralwärts in starker Verschmälerung weit nach vorne; links und rechts dagegen entsteht eine beträchtliche Lücke durch die Einlagerung der Kiemenhöhle und der spaltförmigen Öffnung vor den Brustflossen.

Viel schwächere Schläge erteilen jene Fische, die man früher als „pseudoelektrische" bezeichnete, deren elektrische Kraft aber durch Experimente längst positiv nachgewiesen ist. Aus diesem Grunde erscheint es zutreffender, dieselben als schwach elektrische zu bezeichnen. Dahin gehören, nach Abzug von Torpedo, die übrigen Rochen, die verschiedenen, zu der Abteilung der Teleostier gehörigen Mormyrus-Arten mit Gymnarchus. Bei allen diesen liegen die elektrischen Organe, welche sich in ihrem Bau von denjenigen der stark elektrischen Fische nicht unterscheiden, auf beiden Seiten des Schwanzendes, und zwar derart angeordnet, dass sich die metamere Schichtung der weiter nach vorne liegenden Muskelsegmente direkt auf sie fortsetzt, wodurch z. B. bei den Mormyriden jederseits eine obere und eine untere Reihe von elektrischen Organen existiert.

Die elektrischen Apparate aller genannten Fische fallen in histogenetischer Beziehung unter einen einheitlichen Gesichtspunkt. Alle sind als umgewandelte, quergestreifte Muskelfasern (Kernwucherungsprozess embryonaler Muskelbündel mit Quellung der umgewandelten Muskelsubstanz) und die dazu gehörigen Nerven als Homologa der motorischen Endplatten, wie wir sie sonst bei den Muskeln zu finden gewohnt sind, aufzufassen. Damit ist auch ihre Einreihung in das Kapitel über das Muskelsystem hinlänglich motiviert[1]).

Fig. 158. Elektrische Säulen von Torpedo marmorata. (Halbschematisch.)

Was den feinen Bau der elektrischen Organe anbelangt, so begegnen wir im wesentlichen überall denselben Einrichtungen. Das Gerüste wird gebildet aus fibrösem, zellreichem Gewebe, welches, teils in der Längs-, teils in der Querachse des Organs verlaufend, zu einem Fachwerk angeordnet ist, an dem wir Tausende von polygonalen oder auch mehr abgerundeten Kammern oder Kästchen unterscheiden.

Diese abgekammerten Räume sind von einer homogenen, flüssigen oder halbflüssigen Grundsubstanz, der sogenannten meta-

bunden ist, während sie den tieferen Teilen nur sehr lose aufliegt und von denselben durch eine aponeurotische Membran abgeschlossen wird. Unter letzterer folgt noch eine lockere Bindegewebs- und Fettschicht, und erst unter dieser liegt die Muskulatur. Bei jungen Exemplaren stellt das ganze elektrische Organ eine einheitliche Masse dar, bei älteren Tieren aber wird dasselbe durch ein von der dorsalen und ventralen Mittellinie einwachsendes, bindegewebiges Septum in zwei gleiche Hälften geteilt und zeigt dadurch einen bilateral symmetrischen Charakter. Dieser spricht sich auch durch die Art der Innervation aus. — Das Gewicht des ganzen elektrischen Organes beträgt etwas mehr als ein Drittel des gesamten Körpergewichtes.

[1]) Über die Entwickelung des elektrischen Organes von Malopterurus ist bis jetzt nichts Sicheres bekannt.

Digitized by Google

sarkoblastischen oder Zwischen-Schicht erfüllt, deren wahrer Charakter noch nicht hinreichend bekannt ist. Man weiss nur, dass sie umgewandelter Muskelsubstanz entspricht und viele grosse runde und ovale Kerne, sowie stark lichtbrechende Körperchen von fraglicher Natur enthält. Die eigentliche elektrische End-Platte wird durch eine Nervenausbreitung („Terminalplexus", „Terminalverästelung") dargestellt, welche in ausserordentlich feiner Verzweigung die ganze untere Fläche der obengenannten Zwischenschicht einnimmt[1]). Die letzten Nervenenden sind nicht sicher nachgewiesen.

Bei Torpedo reihen sich die durch die bindegewebigen, zahlreiche Blutgefässe und Nerven einschliessenden Septa abgegrenzten Kästchen in dorso-ventraler, bei Gymnotus und Malopterurus in rostro-kaudaler Richtung aneinander und bilden so förmliche prismatische Säulen (vergl. später die elektrische Stromrichtung).

Die betreffenden Nerven können bei den verschiedenen elektrischen Fischen sehr verschiedenen Quellen entstammen. So kommen bei Torpedo, wo es sich bei der Anlage des elektrischen Organes wahrscheinlich um Umwandelung eines Teiles des grossen Kiefermuskels (Adduktor) und des M. constrictor communis des Kiemenkorbes handelt, der VII., IX und die beiden ersten Kiemenäste des X. Hirnnerven in Betracht. Im Zentralorgan entspricht ihnen der in der Gegend des Nachhirns gelegene sogen. Lobus electricus. Bei sämtlichen schwach-elektrischen Fischen, und ebenso auch bei Gymnotus, wo über 200 Nerven zum elektrischen Organ treten, stammen die Nerven vom Rückenmark, und höchst wahrscheinlich stehen sie zu den bei letzterem Fisch besonders stark entwickelten Vorderhörnern des Rückenmarks in nächster Beziehung. Sehr merkwürdig ist, dass die elektrischen Nerven des Zitterwelses jederseits von einer monströsen, in der Nähe des zweiten Cervikalnerven gelegenen linsenförmigen Ganglienzelle des Rückenmarkes entspringen, die sich zwischen der Aussenfläche der Rumpfmuskulatur und dem überliegenden elektrischen Organ, beziehungsweise dessen fibröser und fettiger Unterlage, bis gegen das Schwanzende des Tieres in eine enorme, immerwährend sich teilende und während ihres Laufes allmählich um das 34600fache ihres Ursprungs an Masse gewinnende Nervenprimitivfaser fortsetzt. Letztere ist von einer dichten Scheide umgeben, welche etwa hundertmal stärker ist, als jene.

Es gilt als feststehendes, für alle elektrische Fische geltendes Gesetz, dass diejenige Seite der elektrischen Platte, an welcher sich die Nervenendausbreitung findet, im Moment des Schlages elektronegativ, die entgegengesetzte aber elektropositiv ist. Auf Grund dessen ist es bei der entgegengesetzten Anordnung der Teile bei Gymnotus und Malopterurus erklärlich, dass der elektrische Schlag bei diesen Fischen nicht in derselben, sondern in verschiedenen Richtungen erfolgen muss; so bei Malopterurus vom Kopf gegen

[1]) Bei Malopterurus existiert an den elektrischen Platten keine netzartige Nervenendausbreitung. (Bezüglich des feineren Verhaltens vergl. die Arbeit von E. Ballowitz.)

Digitized by Google

den Schwanz, bei Gymnotus aber in umgekehrter Richtung. Bei Torpedo geht der Schlag von unten nach oben.

Experimente haben gelehrt, dass alle elektrischen Fische gegen elektrische Ströme immun sind, doch hat dies seine Beschränkung, indem frei präparierte Muskeln und Muskelnerven, sowie die elektrischen Nerven selbst durch den Strom erregbar sind. Die höchste und letzte Frage in betreff der Zitterfische ist natürlich die nach dem Mechanismus, wodurch die elektrischen Platten vorübergehend in Spannung geraten. Die Beantwortung dieser Frage, obschon vermutlich nicht so schwierig, wie die der Frage nach dem Mechanismus der Muskelverkürzung, ist doch noch in weitem Felde. Das Einzige, was man mit Sicherheit behaupten kann, ist, dass sie unter dem Einfluss des Willens elektromotorisch werden.

E. Nervensystem.

Das Nervensystem hat die wichtige Aufgabe, den Organismus mit der Umgebung in Rapport zu setzen, d. h. mittelst der Sinnesorgane Eindrücke aufzunehmen und dieselben durch Leitungsbahnen dem Zentralorgan zuzuführen (sensible Nervenbahnen). Andererseits dient es dazu, Willenserregungen auszulösen und diese auf den Bewegungsapparat, in specie auf Muskelelemente, zu übertragen (motorische Nervenbahnen). In welch innigem, untrennbaren Konnex Muskel und Nerv miteinander stehen, wurde schon früher ausdrücklich betont. Ebenso habe ich schon in der entwickelungsgeschichtlichen Einleitung darauf hingewiesen, dass das gesamte Nervensystem aus dem äusseren Keimblatt, dem Ektoderm („Sinnesblatt"), entsteht. Bei der ersten Anlage handelt es sich zunächst um Differenzierung von Nervenzellen (Ganglienzellen), aus welchen später Fasern, als leitende Bahnen, auswachsen. Dieselben treten in zweierlei Formen auf, die man als markhaltige und marklose Nervenfasern bezeichnet. Beide sind jedoch keineswegs als örtlich und genetisch scharf getrennte Gebilde zu betrachten; es kommt vielmehr sehr häufig vor, dass ein und dieselbe Faser in einer gewissen Strecke ihres Verlaufes markhaltig, in einer anderen aber marklos ist.

Beide Arten von Fasern besitzen als wichtigsten Teil einen in ihrer Achse verlaufenden, das leitende Element darstellenden Faden, den sog. Achsenzylinder. Während dieser bei den markhaltigen Fasern von einer, aus stark lichtbrechender, fettartiger Masse, dem Myelin, bestehenden Substanz, dem sogenannten Mark, sowie meist noch von der sogenannten, aus Zellen sich aufbauenden Schwann'schen Scheide umhüllt wird, besitzen die marklosen (blassen) Nervenfasern nur eine einzige Aussenhülle, nämlich die Schwann'sche Scheide.

Ein gewisser Teil des in den Bereich der Anlage des Nervensystems fallenden ektodermalen Gewebes wird nicht in Nervensubstanz, sondern in eine Stütz-, Kitt-, bezw. Isolationsmasse (Neuroglia) verwandelt, welche in jenem Abschnitt, den man als das zentrale Nervensystem bezeichnet, eine grosse Rolle spielt. Als sekundäre Hüllmasse mesodermaler Natur tritt dann noch Bindegewebe in den verschiedensten Modifikationen hinzu; auch Blutgefässe, sowie das Lymphsystem spielen, zumal beim Zentralorgan, eine

Digitized by Google

bedeutende Rolle. Die peripheren Nervenbahnen sind, im Gegensatz zu den Zentralorganen, verhältnismässig nur spärlich mit Blut versorgt.

Aus dem Vorstehenden erhellt, dass das Nervensystem in ausgebildetem Zustande in verschiedene Abschnitte zerfällt. Diese bezeichnet man als das **zentrale** und als das **periphere Nervensystem.** Zu letzterem ist auch das sympathische System zu rechnen.

Das erstere, unter welchem wir das **Gehirn** und das **Rückenmark** begreifen, entsteht direkt aus dem Ektoderm, während die peripheren Nerven mit ihren Ganglien sich erst später anlegen.

I. Das zentrale Nervensystem.

Das zentrale Nervensystem erscheint bei Wirbeltieren in seiner ersten Anlage als eine dorsal von der Rückensaite, in der

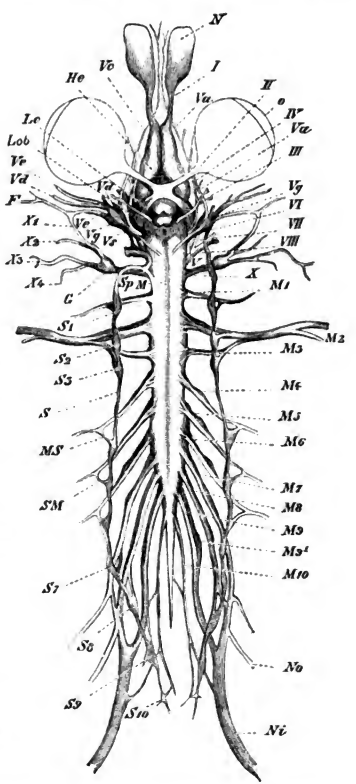


Fig. 159. Das gesamte Nervensystem des Frosches nach A. Ecker. *F* N. facialis, *F* Ganglion N. vagi, *He* Grosshirnhemisphären (Telencephalon), *I*—*X* erstes bis zehntes Hirnnervenpaar (die Namen sind aus dem Text zu entnehmen), *Lob* Lobi optici (Mittelhirn), *Le* Tractus opticus, *M* Rückenmark, M^1—M^{10} Rückenmarksnerven, welche bei *SM* schlingenartige Verbindungen mit den Ganglien (S—S^{10}) des Sympathicus (*S*) eingehen, *N* Nasensack, *Ni* Nervus ischiadicus, *No* Nervus obturatorius, *o* Bulbus oculi, *Va*—*Ve* die verschiedenen Äste des Trigeminus, *Vg* Ganglion Trigemini (Gasseri), *Vs* Verbindung des Sympathicus mit dem Ganglion Trigemini (Gasseri), X^1—X^4 die verschiedenen Äste des Vagus. Einzelne Fasern des Sympathicus sollten auf der Abbildung den Vagus in peripherer Richtung begleiten.

Körperlängsachse gelagerte Rinne, die man als **Medullar-Rinne** bezeichnet. Von der Hautoberfläche her sich einsenkend, besteht ihre Wand ursprünglich nur aus epithelialen Zellen. Erst später, nach-

Digitized by Google

dem sich die Rinne dorsalwärts zur **Medullar-Röhre** geschlossen hat, kommt es zur Ausbildung von zentralen Stationen für die Sinnesorgane, also von Sinneszentren, sowie von motorischen Zentren und weiterhin zur Ausbildung von neuen Zentren, welche den ursprünglich einfachen Reflexbogen komplizieren. Hand in Hand damit bilden sich Fasern[1]), welche, wie bereits oben erwähnt wurde, mit der physiologischen Leitung in zentripetaler (sensible Bahnen) und zentrifugaler (motorische Bahnen) Richtung betraut sind. Zu allen diesen Faktoren, welche für die Ausbildung des Zentralnervensystems in Betracht kommen, gesellen sich, ganz abgesehen von den Sinnes- und Nervenorganen, noch weitere Einflüsse, welche zugleich den Kopf modellieren. Trotz aller dieser auf das Nervenrohr einwirkenden, zu weitgehenden Modifikationen führenden Prozesse bleibt doch noch ein ansehnlicher Rest von Epithelien unverbraucht, und dies sind die bereits erwähnten, für den Bauplan des Gehirns bedeutungsvollen, sogenannten Ependym und Gliazellen.

Frühe schon lässt sich der vordere, kopfwärts schauende Abschnitt des Medullarrohres durch seine stärkere Ausdehnung als **Gehirnanlage**, der hintere, ungleich längere und schlankere Abschnitt, welcher anfangs mit dem Schwanzdarm durch den Ductus neuroentericus in offener Verbindung steht, als späteres **Rückenmark** unterscheiden. Beide entstehen also aus einer und derselben einheitlichen Grundanlage und schliessen einen Kanal ein, den man im Rückenmark als **Canalis centralis**, im Gehirn als **Ventrikelraum** bezeichnet. Anfangs sehr weit, erfahren beide, zumal der erstere, eine um so grössere Beschränkung, je mehr sich die Wandungen des Neuralrohres verdicken[2]).

An gewissen Stellen verharrt die Gehirnanlage zeitlebens auf dem Zustand eines einschichtigen Epithels, d. h. auf jener primitiven Entwickelungsstufe, welche das gesamte Neuralrohr in jenem ontogenetischem Stadium charakterisiert, wo in ihm noch ektodermales Stütz- und Nervengewebe undifferenziert enthalten sind. Wir werden also überall da, wo wir diesem Verhalten begegnen, auf primitive, bezw. auf reduzierte Zustände schliessen dürfen.

Hirn- und Rückenmarkshäute.

Was die Umhüllungsmembranen (Meningen) des zentralen Nervensystems anbelangt, so sind dieselben durch die ausgezeichneten Arbeiten Giuseppe Sterzi's unserem Verständnis näher gerückt worden. Sterzi dehnte seine Untersuchungen über sämtliche Hauptgruppen der Vertebraten aus, und ich werde die von ihm gewonnenen Resultate der folgenden Darstellung zugrunde legen und dabei zunächst die betr. Verhältnisse im Bereich des Rückenmarkes etwas näher be-

[1]) Die Genese der Nervenfaser ist z. Z. noch Gegenstand der Kontroverse. Der Lehre vom „Neuron" steht die der „multizellulären Genese" gegenüber. (Vergl. d. Schriften von Bethe, Nissl, Dohrn, O. Schultze, Braus)

[2]) Über die morphologische Bedeutung einer im Kopfgebiet auftretenden primären Neuromerie und ihre Verwertung für die Metamerie des Kopfes lässt sich, wie ich oben schon betont habe, noch kein sicheres Urteil abgeben. Es wird übrigens später noch einmal davon die Rede sein.

Hinsichtlich der einschlägigen Literatur verweise ich auf die Arbeit von O. Charnock-Bradley.

Digitized by Google

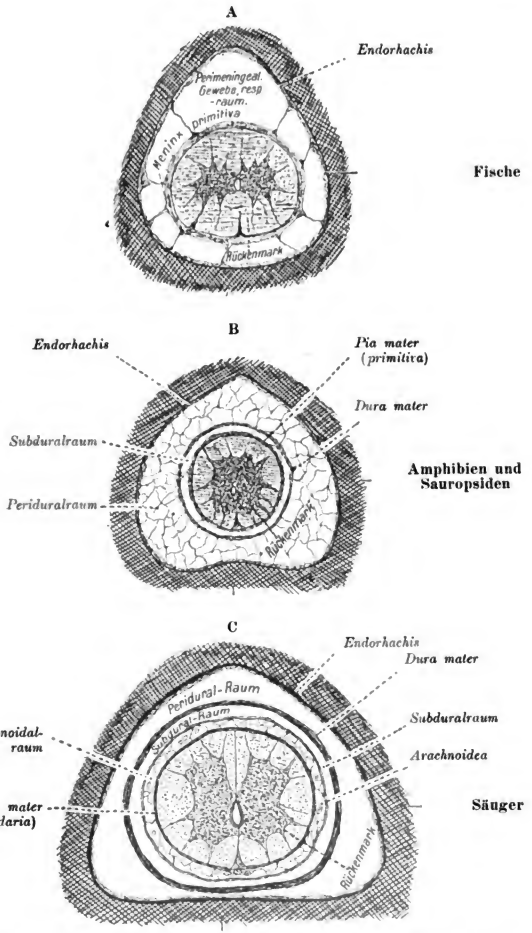


Fig. 160. Darstellung der Rückenmarkshüllen bei den Hauptgruppen der Wirbeltiere.

Digitized by Google

trachten. Zugleich verweise ich auf die Fig. 160, in welcher ich die verschiedenen Abbildungen, welche das Sterzi'sche Werk begleiten, in halbschematischer Behandlung zusammengezogen habe.

Das beim Amphioxus das ganze zentrale Nervensystem umhüllende Bindegewebe differenziert sich bei den Cranioten mit dem ersten Auftreten einer Wirbelsäule in eine Meninx primitiva, welche dem Rückenmark dicht anliegt, und in eine zweite Membran, die die Wände des Wirbelkanals auskleidet („Endorhachis", Sterzi). Letztere, welche der „Dura vertebralis" früherer Autoren entspricht, kommt bei der Bildung der eigentlichen Meningen überhaupt nicht in Betracht, d. h. sie spielt hier, wie bei allen übrigen Vertebraten, nur die Rolle eines inneren Perichondriums, bezw. eines Periosts. Was dagegen die obengenannte Meninx primitiva betrifft, so verlaufen in ihr die für das Rückenmark bestimmten Blutbahnen, und der nach aussen von ihr liegende weite Raum kann als Perimeningealraum, bezw. als Perimeningealgewebe bezeichnet werden. Dieses Verhalten gilt für die Fische (Fig. 160, *A*).

Unter den Amphibien bahnt sich bei den Urodelen erst ganz allmählich ein weiterer Differenzierungsprozess an, welcher bei Anuren schon bedeutendere Fortschritte macht, um endlich bei Reptilien und in noch höherem Grade bei Vögeln durchgeführt zu werden. Dieser Prozess besteht darin, dass in jener primitiven meningealen Hülle eine Lymphspalte auftritt, wodurch eine Teilung in zwei Schichten eingeleitet wird. Die äussere Schicht wird zur Dura spinalis, während man die innere als eine primitive Pia mater bezeichnen kann.

Auf Grund dieses Verhaltens stellt der nach aussen von der Dura mater liegende Raum ein Cavum peri- oder epidurale dar, während der einwärts von jener befindliche Raum einem Cavum subdurale entspricht[1]) (vergl. Fig. 160 **B**).

In der Reihe der Säugetiere gewinnt die Pia mater bedeutend an Dicke, wird in ihrem Maschengewebe immer mehr von Lymphe durchströmt und spaltet sich noch einmal in zwei Schichten, von welchen die das Rückenmark direkt umschliessende zur blutreichen, definitiven Pia mater (Pia mater secundaria) und die nach aussen davon liegende zur Arachnoidea oder Spinnwebenhaut wird. Infolge dieses Differenzierungsprozesses sind nun aus dem bei Fischen ursprünglich einheitlichen perimedullaren Lymphraum drei Lymphräume geworden: ein peri- oder epiduraler, ein subduraler und ein arachnoidaler. Letzterer ist der bedeutendste, und er besteht aus einem reichen Maschen- und Balkenwerke (Fig. 160 **C**)[2]).

Auf die Frage nach der Ursache dieses immer komplizierter sich gestaltenden Differenzierungsprozesses liegt die Antwort nahe genug, und sie lautet: bei der Ausbildung der einzelnen Hüllmembranen, bezw. der Lymphräume kommt die immer höhere Entwickelungsstufe

[1]) Im Kaudalabschnitt der Wirbelsäule der Amphibien erscheint jener Differenzierungsprozess noch nicht durchgeführt, so dass die hier noch einheitlich bleibende Meninx primitiva an das Verhalten bei Fischen erinnert.

[2]) Das in der Anatomie des Menschen unter dem Namen des Ligamentum denticulatum aufgeführte Band zeigt sich auch schon bei Sauropsiden angedeutet. Ob dies auch schon für Anamnia gilt, erscheint noch nicht sicher ausgemacht.

Digitized by Google

und die dadurch gesteigerte Vaskularisation der Medulla spinalis in allererster Linie in Betracht. Auf Grund des letztgenannten Umstandes steigert sich auch die Masse der Lymphe, und dementsprechend wird eine Vermehrung und günstigere Anordnung der Abflusswege immer mehr Erfordernis.

Daraus ergibt sich für das Verhalten der medullaren Meningen in der Reihe der Wirbeltiere folgende Übersicht:

Amphioxus	Fische	Amphibien (Anuren), Reptilien, Vögel	Säugetiere
Indifferente bindegewebige Hülle	Endorhachis Perimeningealraum	Endorhachis Epi- oder Periduralraum	Endorhachis Epi- oder Periduralraum
	Meningea primitiva	Dura mater Subduralraum	Dura mater Subduralraum
		Pia mater primitiva	Arachnoidea Subarachnoidalraum Pia mater secundaria.

Was nun die **Hirnhäute** betrifft, so stimmt ihr Bildungsgang nach Sterzi mit demjenigen der Rückenmarkshäute, wie dies ja auch a priori zu erwarten ist, prinzipiell überein. Ein Unterschied liegt nur darin, dass die Dura mater, vielleicht unter dem Einfluss des raschen Hirnwachstums, gegen das Endocranium, d. h. an das der Endorhachis der Wirbelsäule homologe Periost des Schädels gedrängt wird und dort mit demselben zu einer Membran verschmilzt, wie dies bei den Säugetieren der Fall ist. Auf Grund dieses Verhaltens versteht man, warum in gewissen Embryonalstadien, wie z. B. beim Menschen, zwischen der eigentlichen, ab origine gefässarmen Dura mater und dem gefässreichen periostealen Endocranium noch ein Zwischenraum existiert, und warum frühere Autoren von einem Innen- und Aussenblatt der Dura mater sprechen. Weiter erhellt daraus, dass das Trigeminus-Ganglion, das Ende des Ductus endolymphaticus, die Hypophyse, gewisse Abschnitte der Hirnnerven etc., welche bei Embryonen noch in dem Raum zwischen Endocranium und der eigentlichen Dura mater liegen, später in die Masse der beiden verklebenden Blätter gleichsam eingebacken werden [1]).

In richtiger Würdigung obiger Tatsachen darf man künftighin nicht mehr sagen, dass die Dura mater des Kopfes sich im Bereich des Hinterhauptes in zwei Blätter „spalte", sondern im Gegenteil, dass das im Wirbelkanal von der eigentlichen Dura mater noch getrennte Periost (Endorhachis) vom Beginn des Cavum cranii an mit der Dura mater zu einer Membran zusammenfliesse.

[1]) Die morphologische Differenz zwischen jenen beiden Blättern erhellt am deutlichsten aus ihrem Verhalten im Bereich des Foramen opticum. Hier setzt sich das periostale Endocranium direkt in das Periost der Orbita fort, während die eigentliche Dura mater ihre Zugehörigkeit zu den Hirn-Hüllen dadurch aufs deutlichste dokumentiert, dass sie die Scheide des Nerv. opticus, der ja auch ein Hirnteil ist, bildet.

Digitized by Google

Über die morphologische Bedeutung, bezw. über die Genese der sogen. Sinus durae matris, ist es bis jetzt noch nicht möglich, ein sicheres Urteil abzugeben, doch scheint es, dass die Sinusbildungen mit der eigentlichen Dura mater nichts zu schaffen haben, sondern dass sie nur als sinuöse Erweiterungen des periostealen Endocraniums zu deuten sind. Darauf weisen ähnliche Bildungen in der Endorhachis bei Anamnia, Reptilien und Säugerembryonen hin. Speziell bei Urodelen finden sich solche sinuöse Erweiterungen im Bereich des später zu schildernden Ductus, bezw. Saccus endo- und perilymphaticus, der Hypophyse und der Paraphyse (Salamandra). An denselben Stellen treten sie auch bei Anuren auf, allein sie überschreiten hier noch den Schädelraum und setzen sich durch die ganze Länge der Wirbelsäule hindurch fort. Auch hier gab das endolymphatische System (vergl. das Gehörorgan) Veranlassung zu ihrer Entwickelung.

Bei Fischen und geschwänzten Amphibien wird der ganze Subduralraum von einem lockeren, maschigen, lymph- und fetthaltigen Gewebe erfüllt, während bei Anuren ein solches nur noch im Bereich der vorderen Schädelhälfte getroffen wird. Weiter nach hinten zu, bis zum Ende des Spinalkanales, begegnet man einem freien, kontinuierlichen, von Lymphe erfüllten Raum, der sich namentlich dorsal vom Hirn- und Rückenmark stark entwickelt zeigt.

Während die Dura mater des Kopfes die Bedeutung eines inneren Periosts besitzt, ist die blutreiche Pia mater als die Ernährerin des Gehirns zu betrachten und beteiligt sich da, wo die Hirnwände ein rudimentäres Verhalten zeigen, sekundär wohl auch an der Begrenzung der Hirnhöhlen oder sie dringt, die epitheliale Hirnwand (Ependym) einstülpend, in das Innere der Ventrikel vor. So entstehen die sogenannten Adergeflechte, die Telae chorioideae bezw. Plexus chorioidei, welche in der ganzen Wirbeltierreihe eine grosse Rolle spielen.

Wie sich die Sauropsiden hinsichtlich der Hirnhäute verhalten, ist im einzelnen noch nicht sicher erkannt, es scheint aber, dass die Reptilien im allgemeinen dem bei Amphibien geschilderten Verhalten folgen. Genauere Untersuchungen hierüber sind noch anzustellen, und dies gilt auch für die Vögel, bei welchen das Gehirn den Schädeldecken sehr enge anliegt.

Was die Säugetiere betrifft, so erzeugt hier die Dura mater Fortsätze gegen das Gehirn herein, die man als Sichel (Falx) und als Zelt (Tentorium) bezeichnet. Die Sichel, welche bei Vögeln erst in sehr schwachen Andeutungen auftritt, senkt sich in die grosse Sagittalspalte zwischen beiden Hälften des Telencephalon hinein, das Zelt dagegen kommt zwischen das Hinterhirn und die Occipitallappen des Telencephalon zu liegen: beide können wohl auch verknöchern (z. B. bei Karnivoren). Die sinuösen Räume der Säugetiere bezeichnet man als Blutleiter, welche, das venöse Blut des Gehirnes aufnehmend, z. gr. T. in der Vena jugularis interna konfluieren [1]).

Zwischen Dura und Pia mater ist es, wie dies bereits bei den Rückenmarkshäuten des näheren erörtert wurde, zur Differenzierung der sogen. Spinnwebenhaut, der Arachnoidea, gekommen.

[1]) Vergl. die Arbeit von A. Dennstedt.

Digitized by Google

Es handelt sich dabei aber nicht um eine eigentliche Haut, sondern um ein ausgedehntes System miteinander in Verbindung stehender, maschiger Hohlräume, deren, aus lymphadenoidem Bindegewebe bestehende Wandungen innen von einem Epithel („Endothel") ausgekleidet sind, während sich die Lumina von einer serösen, bezw. lymphoiden Flüssigkeit erfüllt zeigen. Jenes Maschen- und Wabensystem überbrückt alle Vertiefungen und Unebenheiten an der Hirnoberfläche und grenzt sich nach der Peripherie zu durch eine zarte Grenzlamelle von dem Subduralraum ab. Es setzt sich vom Schädel auch auf die Wirbelsäule fort.

Bei allen Wirbeltieren steht der Subarachnoidalraum im Bereich der Medulla oblongata (Dachzone) mit den Ventrikelräumen des Gehirns, bezw. mit dem Zentralkanal des Rückenmarks in offener Verbindung, so dass also das Fluidum cerebro-spinale frei passieren kann. Das Fluidum cerebro-spinale ist eine wasserhelle, eiweisshaltige, Flüssigkeit. Ihre Zusammensetzung variiert nach verschiedenen physiologischen und pathologischen Zuständen und scheint in Abhängigkeit zu stehen von der Aktivität des zentralen Nervensystems, denn sie zeigt sich bei Ermüdungszuständen des letzteren ärmer an organischen Bestandteilen. Bei ihrer Entstehung sind die die Plexus chorioidei überziehenden Epithelien (Ependymzellen) wesentlich beteiligt; bei Fischen spielt auch der Saccus vasculosus dabei eine Rolle, und ebenso kommen die drüsigen Formationen der Epi- und Paraphysis in Betracht. Ob und inwieweit das die Ventrikelwände überziehende Flimmerepithel an der Bewegung des Fluidums beteiligt ist, bedarf noch weiterer Untersuchungen (P. E. Sargent).

1. Das Rückenmark (Medulla spinalis).

Während das Rückenmark[1]) anfangs von gleichmässiger Dicke ist, treten an ihm bei fortschreitender Entwickelung häufig an ganz bestimmten Regionen Anschwellungen auf. Dies gilt für jene Stellen, wo es sich um die Ausbildung stärkerer, für die Gliedmassen bestimmter Nerven handelt.

Ursprünglich in gleicher Länge wie das Wirbelrohr sich anlegend, (Fig. 161 *A*), bleibt das Rückenmark später häufig im Wachstum hinter jenem zurück und erscheint dann wesentlich kürzer. In diesem Falle (Primaten, Chiropteren, Insektivoren, anure Batrachier, gewisse Fische) strahlt es an seinem Ende in ein Nervenbüschel, in die sogen. Cauda equina (Fig. 161 **A**), auseinander. Diese liegt noch innerhalb des Wirbelkanales und lässt die Sakralnerven aus sich hervorgehen. Gleichwohl erstreckt sich auch unter solchen Verhältnissen noch eine axiale Verlängerung der Medulla weit nach hinten, allein dieselbe ist auf einen dünnen, fadenartigen Anhang reduziert (Filum terminale).

[1]) Bei Cyklostomen (mit Ausnahme von Bdellostoma), Teleostiern, Knochenganoiden und Lepidosiren paradoxa (allen Dipnoërn?) handelt es sich um eine kompakte Anlage des Zentralnervensystems und um eine erst sekundär erfolgende Höhlung desselben. Wenn auch darin kein prinzipieller Unterschied zu sehen ist, so ist die Tatsache doch sehr bemerkenswert.

Digitized by Google

Der bilateral-symmetrische Bau des Rückenmarks spricht sich in einer an seiner Ventralseite verlaufenden Längsfurche aus, und denkt man sich die Austrittsstellen der dorsalen (sensiblen) und

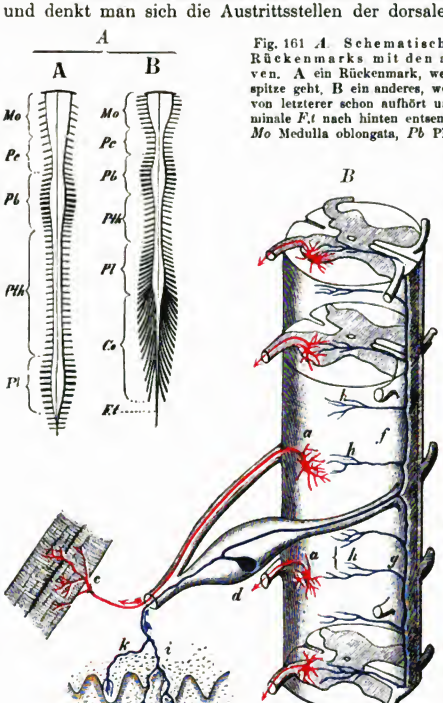


Fig. 161 *A*. Schematische Darstellung des Rückenmarks mit den austretenden Nerven. **A** ein Rückenmark, welches bis zur Schwanzspitze geht, **B** ein anderes, welches weit nach vorne von letzterer schon aufhört und nur das Filum terminale *F.t* nach hinten entsendet. *Ce* Cauda equina, *Mo* Medulla oblongata, *Pb* Pl. brachialis, *Pc* Plexus cervicalis, *Pl* Pl. lumbosacralis, *Plh* Nervi thoracici.

B Schematische Darstellung des Ursprungs, Verlaufs und der Endigung der motorischen und sensibeln Fasern, sowie der Beziehungen der sensibeln Kollateralen zu den Ursprungsstellen der vorderen Wurzeln. Nach M. v. Lenhossék. Das Rückenmark ist durchsichtig dargestellt. Aus den motorischen Vorderhornzellen (*a*) entspringen die Fasern der vorderen Wurzel (*b*), deren Endigung an den quergestreiften Muskelfasern in Form kleiner Endbäumchen (*c*) dargestellt ist. In dem im Verhältnis zum Rückenmark sehr stark vergrössert dargestellten Spinalganglion (*d*) ist nur eine einzige Ganglienzelle wiedergegeben, deren zentraler Fortsatz als Hinterwurzelfaser in das Mark eindringt, sich bei *e* gabelig in die aufsteigende (*f*) und absteigende (*g*) Stammfaser teilt, die oben und unten, nach Einbiegung in die graue Substanz, frei endigt und unterwegs mehrere Kollateralen (*h*) abgibt. Der periphere Fortsatz der Spinalganglienzelle strebt als peripherische sensible Faser zur Haut, wo seine Endigung teils als nackte Endarborisation in der Epidermis (*i*), teils als Aufknäuelung in einem Corpusculum tactus (Meissnersches Körperchen) (*k*) zur Ansicht gebracht ist.

der ventralen (motorischen) Nervenwurzeln je untereinander durch eine Längslinie verbunden, so lässt sich jede Rückenmarkshälfte in drei Stränge, nämlich in einen unteren (ventralen), seitlichen

Digitized by Google

(lateralen) und oberen (dorsalen) zerfällen. Der vordere und seitliche Strang bilden genetisch eine Einheit („Vorderseitenstrang"). Die menschliche Anatomie gebraucht für jene Stränge die Bezeichnungen Vorder-, Seiten- und Hinterstränge. Dorsalwärts liegt in der Medianlinie ein aus Stützsubstanz bestehendes Septum („Ependymkeil")[1].

Gegen das Gehirn hin geht das Rückenmark in die sogenannte Medulla oblongata über und zugleich öffnet sich der Zentralkanal in den Ventrikelraum.

Was den feineren Bau betrifft, so handelt es sich im Rückenmark stets um zwei nervöse Substanzen, um eine nur aus Fasern bestehende weisse und um eine aus Fasern und Ganglienzellen zusammengesetzte graue Substanz. Beide zeigen in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen bei verschiedenen Tiergruppen, wie auch nach verschiedenen Regionen des Rückenmarkes, ein sehr wechselndes Verhalten, doch nimmt die weisse Substanz in der Regel eine mehr periphere, die graue dagegen eine mehr zentrale Lage ein[2]. Häufig lassen sich an der grauen Substanz, deren Zellgruppen an vielen Stellen eine metamere Anordnung zeigen[3], auf dem Querschnitt ein Paar vorderer und ein Paar hinterer, in die weisse Substanz einragender Fortsätze, die man als Columna anterior und posterior oder auch als Vorder- und Hinterhörner bezeichnet, unterscheiden[4].

Eigenartige Bildungen im Rückenmark sind die durch alle Klassen der Wirbeltiere verbreiteten, sogenannten Reissner'schen Faseru. Sie repräsentieren einen uralten, hoch differenzierten, mit dem Zentralnervensystem aufs innigste verbundenen Apparat, dessen Aufgabe darin besteht, optische Eindrücke auf reflektorischem Wege motorischen Bahnen des Rückenmarks zu übermitteln.

Die Fasern entspringen aus bilateral angeordneten Gruppen reflektorischer Optikuszellen im Dachgebiet des Mittelhirns (Corpus

---

[1]) Bei vielen Wirbeltieren, so unter den Säugetieren z. B. bei Hunden, Katzen, Ratten, Meerschweinchen, Kaninchen und beim Menschen, besteht am hinteren Ende des Rückenmarkes eine Erweiterung des Zentralkanales, die man als Ventriculus terminalis bezeichnet. Es handelt sich dabei um eine nachträgliche Entstehung, welche mit einer bedeutenden Wucherung der dorsalen Wand und der seitlichen Wände des Zentralkanales Hand in Hand geht, und wobei eine gewisse Analogie mit dem pathologischen Prozess der Syringomyelie nicht auszuschliessen ist. Über das eigentliche Wesen, die Ursache und die Bedeutung jener Bildung ist man noch nicht im klaren.

Nicht zu verwechseln damit ist der sogenannte Sinus rhomboidalis im Lumbalmark der Vögel. Dieser entsteht durch Auseinanderweichen der beiden Seitenhälften des Markes und wird durch modifiziertes Gliagewebe ausgefüllt. Daraus formiert sich das kolossal vergrösserte Septum dorsale der Vögel. Der Canalis centralis, welcher am Grunde des grossmaschigen Gliagewebes liegt, hat also genetisch mit dem Sinus rhomboidalis nichts zu schaffen.

Von Interesse ist eine im lumbo-sakralen Abschnitt des Rückenmarkes der straussenartigen Vögel auftretende Reihe von hügelartigen Bildungen. Sie erinnern an die Gliederung des Rückenmarkes von Trigla (vergl. die Arbeit von Streeter).

[2]) Bei Teleostiern zeigen sich bezüglich der Verteilung der grauen und weissen Substanz sehr wechselnde Verhältnisse, und nirgends tritt eine so scharfe Sonderung beider auf, wie dies von den Selachiern aufwärts bei den übrigen Wirbeltieren vorkommt.

[3]) Der metamere Charakter des Rückenmarkes spricht sich auch phylogenetisch und ontogenetisch in den primären, segmentalen Blutgefässen aus. Die ventralen und dorsalen Längsbahnen der Gefässe entstehen erst sekundär (s. d. Arbeit von Sterzi).

[4]) Bezüglich der feineren Struktur des Sauropsiden-Rückenmarkes verweise ich auf die Arbeiten von Kölliker, Sterzi und G. Imhof.

Digitized by Google

bigeminum), bezw. (bei Fischen) im Torus longitudinalis, und auch zum Olfaktorius scheinen Beziehungen zu bestehen. Weiterhin nehmen die Fasern, welche aus einer Summe innig verbundener Achsenzylinder zusammengesetzt und von einer Myelinscheide umhüllt sind, ihren Weg durch den III. und IV. Ventrikel in den Zentralkanal des Rückenmarks, um schliesslich in die Wände desselben einzutreten und im Bereich der motorischen Spinalwurzeln zu endigen.

Der Durchmesser der Fasern wechselt nach dem Alter der betreffenden Individuen und auch nach den verschiedenen Tiergruppen. Am stärksten sind sie bei Selachiern und Teleostiern. Sehr bemerkenswert ist, dass sie bei blinden Tieren oder solchen mit reduzierten Sehorganen (Höhlenfauna) auf ein Minimum reduziert sind oder gänzlich fehlen (P. E. Sargent).

2. Das Gehirn (Cerebrum).

Schon bevor das Neuralrohr geschlossen ist, zeigt sich häufig das Vorderende der Medullarplatte verbreitert und in drei Abschnitte gegliedert, die man als **primitives Vorder-, Mittel- und Hinterhirnbläschen** bezeichnet (Fig. 162 *G*, *I*, *II*, *III*). Der Binnenraum dieser Bläschen entspricht, wie oben schon erwähnt, den späteren Ventrikeln und steht mit dem Zentralkanal des Rückenmarks in direkter Verbindung.

Fig. 162. Embryonalanlage des zentralen Nervensystems (Schema). *G* Gehirn mit seinen drei primitiven Bläschen (*I, II, III*), *R* Rückenmark.

In einer späteren Entwickelungsperiode lässt das Hirnrohr eine Gliederung in fünf Abschnitte erkennen, und die einzelnen Abschnitte, von vorne nach hinten gezählt, heissen jetzt: **sekundäres Vorderhirn, Zwischen-, Mittel-, sekundäres Hinter- und Nachhirn** [Telencephalon, Diencephalon, Mesencephalon, Metencephalon, Myelencephalon]. Das Mittelhirn wird auch als Vierhügelregion (ein der menschlichen Anatomie entlehnter Ausdruck), das Hinterhirn als Kleinhirn, und das Nachhirn als verlängertes Mark (Medulla oblongata) bezeichnet. Letzteres kommt sehr früh zur Ausbildung[1]).

Aus dem sekundären Vorderhirn, welches sich aus der oberen seitlichen Partie des Diencephalon ausstülpt, und an welchem man zwei halbkugelartige Partien (**Hemisphären**) unterscheiden kann, gehen die Riechlappen hervor, und diese stelle ich gleich in den Vordergrund, weil sich das Telencephalon in phylogenetischer Beziehung sehr wahrscheinlich in engstem Anschluss an das Riechorgan gebildet hat.

Indem sich die basale Bläschenwand dieses Hirnteils zu einem mächtigen, ins Ventrikellumen einspringenden Stammganglion verdickt, kann man letzteres dem übrigen Teil des Bläschens, welcher

[1]) Die neue anatomische Nomenklatur fasst unter dem Namen Rhombencephalon das Myelencephalon und Metencephalon zusammen und begreift unter Cerebrum im engeren Sinne die weiter nach vorne gelegenen Hirnteile, d. h. das Mesencephalon, Thalamencephalon (bezw. Diencephalon) und das sekundäre Vorderhirn (Telencephalon). Letzteres und die gesamte Zwischenhirngegend werden miteinander als Prosencephalon bezeichnet.

Digitized by Google

als Mantelzone (Pallium) bezeichnet wird, gegenüberstellen (Fig. 163 *VH, Olf, Cs*). Am Dache des Vorderhirnes entsteht die **Paraphysis** als eine mediane, unpaare Aussackung, welche ursprünglich mit dem III. Ventrikel kommuniziert und in ihrer späteren Entwickelung durch Vaskularisierung den Plexus chorioideus-Bildungen auf der Grenze von Vorder- und Zwischenhirn, in deren nächster Nachbarschaft sie entsteht, sehr ähnlich wird, die aber auch andererseits ein drüsiges Organ repräsentiert und in dieser Beziehung an die später zu besprechende Infundibulardrüse erinnert (Sedgwick Minot). Ob dabei auch das Rudiment eines Sinnesorganes in Betracht kommt, erscheint fraglich. Jedenfalls ist die wahrscheinlich allen Wirbeltieren zukommende Paraphysis von dem weiter hinten am Hirndach vom Zwischenhirn aus in ähnlicher Weise entstehenden Parietal- und Pinealorgan scharf auseinander zu halten, und zwar um so mehr, als da und dort zwischen den betreffenden Organen sekundär sich anbahnende nahe Lagebeziehungen leicht zu Verwechslungen führen können.

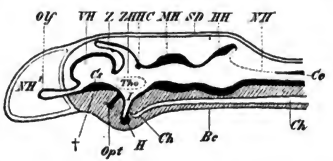


Fig. 163. Sagittalschnitt durch Schädel und Hirn eines (idealen) Wirbeltierembryos. Zum Teil nach Huxley. *Bc* Basis cranii, *Cc* Canalis centralis, *Ch* Chorda dorsalis, *HC* hintere Commissur, *HH* Hinterhirn, *MH* Mittelhirn, *NH* Nachhirn, *NH*¹ Nasenhöhle, *SD* Schädeldecke. *VH* sekundäres Vorderhirn, basalwärts mit dem Corpus striatum (*Cs*), nach vorne mit dem ausgestülpten Lobus olfactorius (*Olf*), *ZH* Zwischenhirn (primäres Vorderhirn), welches sich dorsalwärts zur Zirbel (*Z*) und basalwärts zum Infundibulum (*I*) samt Hypophyse (*H*) ausgezogen hat. Nach vorne hat sich der Sehnerv (*Opt*) und in der Seitenwand der Sehhügel (*Tho*) angelegt.

Das Mantelgebiet ist dazu berufen, in der Tierreihe die grösste Rolle zu spielen, denn von einer in der Phylogenese erst ganz allmählich von niederen zu höheren Formen fortschreitenden Entfaltung und histologischen Differenzierung seiner Rindenzone („Rindengrau"), beziehungsweise von dem Auftreten gewisser, damit in engster Verbindung stehender Leitungsbahnen, hängt die niedrigere oder höhere Stufe des Intellektes ab.

Über das eigentliche Wesen der im Rindengrau sich abspielenden Prozesse herrscht noch tiefes Dunkel. Fest steht aber, dass es sich hierbei um die Fähigkeit handelt, erstens: erlangte Eindrücke festzuhalten und zweitens dieselben mittelst reich entfalteter Assoziationsbahnen mit anderen erlangten Eindrücken zu assoziieren. Dazu kommt als drittes das Vermögen, die auf den erwähnten Wegen einmal rezipierten sensorischen Reize in Bewegungen irgendwie umzusetzen, bezw. auch das Eintreten von Bewegungen zu hemmen.

Es gibt keinen Beweis dafür, dass die Hirnrinde oder irgend ein anderer Teil des Nervensystems die Fähigkeit hätte, aus sich selbst heraus, also ohne vorherige Rezeption von Sinnes-Eindrücken, eine Bewegung zu erzeugen. Vielmehr spricht alles dafür, dass das, was uns als freies Wollen erscheint, nur das Endstadium einer langen

Digitized by Google

Reihe von Prozessen ist, die irgend wann mit sensorischen Rezeptionen begonnen hat (Edinger).

Dem entsprechend werden wir das sekundäre Vorderhirn bei Säugern, und vor allem beim Menschen, in höchster Ausbildung treffen; dabei ist aber zu bemerken, dass man nicht bei allen Vertebraten von jener grauen Rindenschicht sprechen kann. Letztere kann vielmehr auf eine einfache Rindenschicht ohne Leitungsfähigkeit reduziert sein, so dass das sekundäre Vorderhirn zahlreicher, später genauer zu bestimmender Wirbeltiere in seinen peripheren

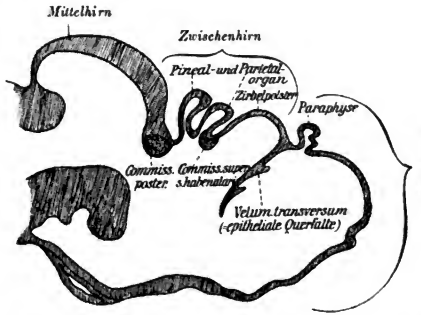


Fig. 164. Die im Laufe der Entwickelung am Vorder- und Zwischenhirndache sich abspielenden Bildungsprozesse (Ausstülpungserscheinungen).

Teilen eine gewisse embryonale Stufe gar nicht überschreitet, eine Tatsache, die im Sinne einer regressiven Metamorphose zu deuten ist, in deren Ursache wir keinen klaren Einblick besitzen[1]).

Zwischen den beiden Hemisphären des sekundären Vorderhirns existieren gewisse Verbindungssysteme, die man als **Kommissuren, Balken (Trabs s. Corpus callosum)** und als **Gewölbe (Fornix)** bezeichnet. Von den Kommissuren, welche wesentlich Basalteile miteinander verbinden, unterscheidet man drei, nämlich eine vordere, mittlere und hintere. Von diesen gehört aber nur die C. anterior dem sekundären Vorderhirn an, die beiden anderen liegen im Bereich des Zwischen- und Mittelhirns. Trabs und Fornix spielen wesentlich beim Säugetierhirn eine Rolle.

Bei allen unterhalb der Säugetiere stehenden Vertebraten erscheint die Aussenfläche der Hemisphären mehr oder weniger glatt; erst bei den Mammalia treten Furchen (Fissurae, Sulci) und Windungen (Gyri) auf. Es handelt sich hier um eine Faltung der gesamten Mantelzone, und daraus resultiert eine Oberflächen-

[1]) Auch wenn die Hirnrinde mit den aus ihren Zellen auswachsenden Achsenzylinderfortsätzen einmal im Sinne der höheren Vertebraten gebildet ist, braucht sie noch nicht das ganze Gehirn zu überziehen, wie denn auch bei dem hochstehenden Gehirn der Primaten noch rindenlose Stellen vorkommen.

Digitized by Google

vergrösserung des Rindengraus, sowie eine gleichzeitige Vermehrung der Leitungsbahnen.

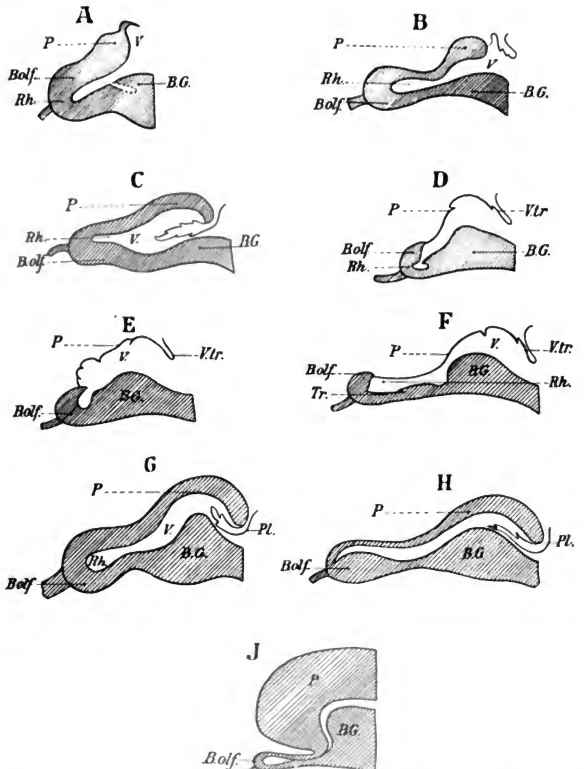


Fig. 165. Schema der phylogenetischen Entwickelung des Vorderhirns. Nach Rabl-Rückhard. **A** Petromyzon, **B** Selachier (Acanthiasembryo), **C** Amphibien (Menopoma), **D** Teleostier (Salmonidentypus), sitzende Bulbi olfactorii, **E** Ganoiden, **F** Teleostier (Cyprinoidentypus), gestielte Bulbi olfactorii, **G** Reptilien (Chelonier) sitzende Bulbi olf., **H** Desgl. (Ophidier) gestielte Bulbi olf., **J** Mammalia, Stirnhirn mit Riechlappen: *B olf.* Bulbi olfactorii, *BG* Basalganglion, *P* Pallium, *Pl* Plexus chorioidei, *Rh* Ventriculus olfactorius (Rhinocöle), *Tr* Tractus olfactorii, *V* Ventrikel, *V.tr* Velum transversum (v. Kupffer).

Digitized by Google

Das **Zwischenhirn** (primäre Vorderhirn), welches im Laufe der Phylogenie grosse Modifikationen erlitten hat, erfährt seine vordere Abgrenzung durch die sogen. Lamina terminalis. Aus seinem

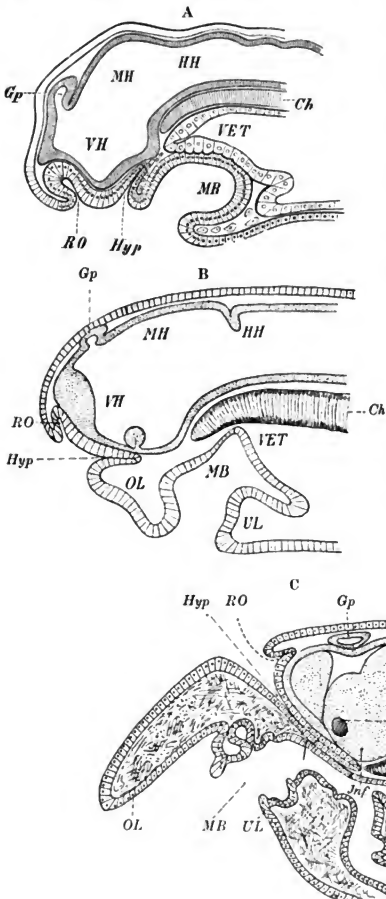


Fig. 166 **A, B, C.** Medianschnitte durch den Kopf von drei verschiedenen Entwickelungsstufen einer Larve von Petromyzon Planeri (Ammocoetes), zum grössten Teil nach Kupffer und Dohrn. Man ersieht daraus, wie unter allmählichem Anwachsen der gewaltigen Oberlippe die olfactorio-hypophyseale Bucht aus einer ursprünglich ventralen Lage nach oben, dorsal, verschoben wird.

Ch Chorda dorsalis, *Chiasm.* Chiasma opt., *Gp* Glandula pinealis, *HH* Hinterhirn, *Hyp* Bucht der Hypophyse, *Inf* Infundibulum, *MB* Mundbucht, *MH* Mittelhirn, *OL* Oberlippe, *RO* Riechorgan, *UL* Unterlippe, *VET* Vordere Entodermtasche, *VH* Vorderhirn, *VOD* Vorderdarm.

Digitized by Google

basalen Teil bildet sich das unter dem Namen des Sehhügels bekannte Basalganglion, und ausserdem gehen noch folgende weitere Gebilde aus der Zwischenhirnzone hervor: aus Verdickungen am hinteren Seitenrand der dorsalen Zone die sogen. Ganglia habenulae, und zwischen denselben die Commissura posterior; ferner durch eine basalwärts-lateralwärts erfolgende, paarige Ausstülpung die **primären Augenblasen,** bezw. die Netzhaut und das Pigmentepithel des Auges, sowie die Sehnerven. Endlich entsteht infolge von Ausstülpungsvorgängen am Zwischenhirn-Dache der **Pinealapparat** und durch ebensolche am Boden der **Trichter (Infundibulum)** mit einem Teil der **Hypophysis cerebri (Hirnanhang s. Glandula pituitaria).** Der übrige Teil der Hypophyse bildet sich aus dem Epithel der primitiven Mundbucht (Stomodaeum), und vielleicht beteiligt sich auch das dem Entoderm entstammende Epithel des primären Vorderdarmes[1]).

Von gewissen Adnexa der Hypophyse, wie z. B. vom Saccus vasculosus etc., wird später die Rede sein.

Der Pinealapparat besteht aus der Epiphysis cerebri oder dem **eigentlichen Pinealorgan,** welches in mehr oder weniger rudimentärer Form für alle Vertebraten charakteristisch ist, und zweitens aus einer weiter nach vorne davon liegenden Ausstülpung, dem sogen. **Parietalorgan.** Dieses gliedert sich entweder von der Epiphyse ab, oder es bildet sich selbständig aus dem Zwischenhirndach. Es atrophiert bei der grössten Mehrzahl der Fische und Amphibien vollständig und ist bei Vögeln und Säugetieren gänzlich verschwunden. Bei Cyklostomen und Sauriern zeigt es sich, wie später genauer auszuführen sein wird, gut entwickelt und erweist sich mit Sicherheit als der Rest eines bläschenförmigen Sinnesorganes vom Charakter eines unpaaren Auges, welches vielleicht dem Sehorgan der Ascidien als homolog zu erachten ist. (Vergl. das Cyklostomen- und Saurier-Gehirn).

Auch die Epiphysis hat unzweifelhaft die Bedeutung eines früheren Sinnesorganes, doch lässt sich nichts Sicheres darüber behaupten. Es ist als solches nur noch bei den Cyklostomen in so weit erhalten, dass man dabei ebenfalls an ein ursprüngliches Sehorgan denken könnte[2]).

Sowohl das Pineal- als das Parietalorgan besitzt einen besonderen Nervus oder Tractus pinealis (zur Zirbel gehörig) resp. parietalis, der in embryonaler Zeit das betreffende Organ mit dem Gehirn verbindet, und zwar derart, dass er sich von der Peripherie aus zentripetal wachsend, erst sekundär in das Gehirn einsenkt.

Ob Parietalorgan und Zirbel Schwesterbildungen von einem gemeinsamen Mutterboden aus sind, oder ob das Parietalorgan eine

[1]) Es handelt sich dabei um präorale Ausstülpungen („präorale Kopfhöhlen"), welche von gewisser Seite als Andeutungen rudimentärer Kiemenanlagen gedeutet werden, deren Funktion mit dem Zugrundegehen des „Palaeostoma" der Provertebraten erloschen sein soll. Der Mund der heutigen Vertebraten wäre also ein „Neostoma".

[2]) Ob eine ursprünglich paarige Anlage der Epiphyse und des Parietalorganes angenommen werden darf, ob also die unpaarige Natur beider Gebilde erst sekundär erworben ist, müssen künftige Untersuchungen zeigen. Auch über die da und dort auftretenden akzessorischen Bläschen, wie sie z. B. bei der Blindschleiche vorkommen, ist nichts Sicheres bekannt.

Digitized by Google

Tochterbildung der Zirbel darstellt — ist bis dato noch nicht sicher zu entscheiden, kurz es erscheint noch nicht sicher ausgemacht, dass beide Organe von jeher ohne jegliche Beziehungen zueinander gewesen sind. Die oben erwähnte besondere Innervation jedes Organes würde allerdings eher für eine Sonderstellung derselben sprechen.

Verfolgt man die Hypophyse durch die verschiedenen Wirbeltiergruppen, so gelangt man zu folgendem Resultat, ohne damit was ich im voraus feststellen will, über ihre Urgeschichte[1]) ins klare zu kommen.

An der Hyphophyse hat man stets zwei Abschnitte zu unterscheiden, nämlich einen nervösen und einen epithelialen.

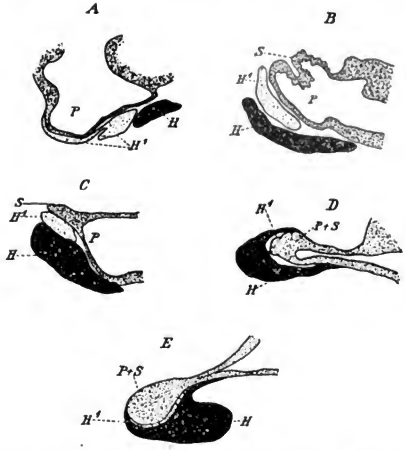


Fig. 167. Schematische Darstellung des Aufbaues der Hypophyse in der Reihe der Wirbeltiere. Nach Sterzi. A Petromyzon, B die übrigen Fische, C Amphibien, D Reptilien und Vögel, E Säuger. *P* Processus infundibuli, *S* Saccus vasculosus, *H* chromophile Partie, *H*¹ chromophobe Partie.

Ersterer ist genetisch auf das Infundibulum, letzterer dagegen auf das Epithel der primären Mundbucht zurückzuführen. Der nervöse Abschnitt stellt bei den Cyklostomen einen zartwandigen Sack (Saccus s. processus infundibuli) des Hirntrichters

[1]) Nach C. v. Kupffer soll es sich dabei um den primitiven Mund der Vorfahren der heutigen Wirbeltiere, um das „Palaeostoma" handeln. Der Mund der rezenten Vertebraten wäre dann das „Neostoma". Manches scheint aber auch für die Bedeutung eines Sinnesorganes zu sprechen (J. Boeke)

Bezüglich der Details, wie namentlich auch hinsichtlich des damit verglichenen Nasenrachenganges der Cyklostomen und der Anlage eines unpaaren Geruchsorgans bei Cyklostomen, Selachiern und Ganoiden, verweise ich auf die Arbeiten von v. Kupffer, Lubosch und Rabl-Rückhard, sowie auf das Kapitel über das Geruchsorgan.

Digitized by Google

dar, während er bei allen übrigen Fischen[1]) durch das Eindringen zahlreicher Gefässe zum Teil in Falten gelegt wird. Dadurch entsteht der sogen. Saccus vasculosus, der bei den verschiedenen Fischgruppen die allermannigfachste Ausbildung und Grössenentwickelung zeigt.

Bei den höheren Wirbeltieren, wie bei den Sauropsiden und Säugern, erfährt der Processus infundibuli vielfache Modifikationen, und dies gilt namentlich auch für den Saccus vasculosus, welcher, zumal bei den Mammalia. nur noch in Spuren im Bereich des verdickten hinteren Abschnittes des Processus infundibuli nachweisbar ist.

Die epitheliale Partie der Hypophyse zerfällt bei allen Vertebraten in zwei Abschnitte, die sich bei den verschiedenen Tiergruppen nach Lage, Form und Grösse sehr verschieden verhalten, und sich nach ihrem mikrochemischen Verhalten stets als eine chromophobe und chromophile Substanz unterscheiden lassen. In der aufsteigenden Tierreihe gewinnt die letztere immer mehr das Übergewicht, bis sie bei den Vögeln und Mammalia fast die ganze epitheliale Partie der Hypophyse beherrscht. Dabei erscheint die chromophobe Substanz bei allen Amnioten zwischen die chromophile Substanz und den Saccus vasculosus, bezw. zwischen dessen Resten, eingesprengt, während die chromophile Partie fast den ganzen nervösen Lappen umgibt, welcher dem Saccus vasculosus und dem Processus infundibuli entspricht. (Vergl. Fig. 167, A—E).

Dass es sich bei der epithelialen Partie der Hypophyse um eine Drüse mit innerer Sekretion, d. h. um Abgabe des Sekretes an die benachbarten Blut- und Lymphkapillaren handelt, kann wohl keinem Zweifel unterliegen, wenn auch bis jetzt in die physiologischen Verhältnisse noch kein Einblick möglich ist. Für die hohe Bedeutung des Organes sprechen auch die Ergebnisse pathologischer und experimenteller Studien. (Vergl. G. Sterzi).

Das bis jetzt betrachtete primäre und das sekundäre Vorderhirn liegen in dem prächordalen Schädelabschnitt; bei seiner Phylogenese spielten wohl zwei Sinnesorgane, nämlich das Seh- und Riechorgan, die Hauptrolle.

Die weiter nach hinten liegenden Hirnbläschen fallen in den Bereich des chordalen Schädelabschnittes; sie zeigen ein um so spinalartigeres Verhalten, je weiter sie nach hinten liegen. Abgesehen vom **sekundären Hinterhirn** oder **Kleinhirn**[2]) welches sich bei höheren Typen in zwei Seitenteile (Hemisphären) und einen diese verbindenden, mittleren, unpaaren Abschnitt, den sogen. Wurm, differenziert, unterliegen dieselben keinem so starken Umbildungsprozess, als die zwei vordersten Hirnbläschen. Es sei deshalb nur noch darauf hingewiesen, dass aus dem **Mittelhirnbläschen** die oben schon genannte **Vierhügelregion** mit ihrer Dachpartie, der zentralen grauen Substanz, sowie mit den ventral liegenden, eine direkte Fortsetzung des basalen Teiles der Medulla repräsentierenden Grosshirn-

[1]) Hinsichtlich der Verhältnisse des Amphioxus verweise ich auf die Arbeit von Legros und von van Wijhe.

[2]) Das primäre Hinterhirn zusammen mit dem Tuberculum acusticum und verwandten Kernen und Bahnen ist als Vertreter der Dorsalhörner des Rückenmarkes im Kopf anzusehen (J. B. Johnston u. a.).

Digitized by Google

schenkeln (Crura cerebri) entsteht, und dass das Dach des **Nachhirns**, d. h. der **Medulla oblongata**, eine Rückbildung erleidet, während sich der Boden stark verdickt und weiter nach vorne im Bereich des sekundären Hinterhirns die sogen. **Brücke** bilden kann (Säuger). Bemerkenswert ist, dass im Bereich des Nachhirns die Ursprünge der meisten Hirnnerven liegen, ein Umstand, der für die hohe physiologische Bedeutung jenes Hirnteiles schwer genug in die Wagschale fällt.

Bei der weiteren Entwickelung des Gehirn spielen sich nun noch folgende wichtige Vorgänge ab.

Die Wände der Hirnbläschen verdicken sich mehr und mehr, so dass der zu den **Ventrikeln** sich umgestaltende Binnenraum eine immer grössere Beschränkung erfährt.

Stets kann man ein in der Längsachse des Gehirns liegendes, unpaares, sowie ein paariges Ventrikelsystem unterscheiden. Letzteres (Fig. 168 *SV*) liegt in den Hemisphären des Vorderhirns, ist unter dem Namen der Seitenventrikel (Ventriculus *I* und *II*) bekannt, steht medianwärts durch das sogenannte Foramen interventriculare (Monroi) mit dem unpaaren Ventrikelsystem (Ventriculus *III*) und nach vorne basalwärts mit dem Ventriculus lobi olfactorii in Verbindung.

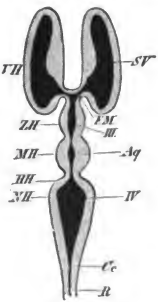


Fig. 168.

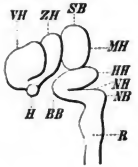


Fig. 169.

Fig. 168. Schema der Ventrikel des Wirbeltierhirnes. *Cc* Canalis centralis des Rückenmarks *(R)*. *HH* Hinterhirn, *MH* Mittelhirn, welches den Verbindungskanal [Aquaeductus cerebri (Sylvii)] zwischen dem III. und IV. Ventrikel einschliesst *(Aq)*, *NH* Nachhirn mit dem IV. Ventrikel *(IV)*, *VH* Sekundäres Vorderhirn (Grosshirn-Hemisphären) mit den Seitenventrikeln (erster und zweiter Ventrikel), *SV*, *ZH* Zwischenhirn mit dem dritten Ventrikel *(III)*. Nach vorne davon liegt bei Säugetieren das paarige Septum pellucidum, welches den sogen. fünften Ventrikel einschliesst. Durch eine enge Öffnung [Foramen interventriculare (Monroi)] stehen die Seitenventrikel mit dem III. Ventrikel in Kommunikation *(FM)*.

Fig. 169. Hirnbeuge eines Säugetiers. *HH* Hinterhirn, *MH* Mittelhirn, welches bei *SB* den höchstliegenden Teil des gesamten Hirnrohres, die sogen. „Scheitelbeuge" repräsentiert. *NH* Nachhirn, bei *NB* die „Nackenbeuge" bildend. An der vorderen Zirkumferenz des Überganges von *HH* in *NH* entsteht die „Brückenbeuge". *R* Rückenmark, *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn mit der basalwärts liegenden Hyphophyse *H*.

Das unpaare, aus dem III. und IV. Ventrikel, sowie aus dem Aquaedukt bestehende System setzt sich in embryonaler Zeit in den Tractus opticus mit der primären Sehblase (Ventriculus opticus) und zeitlebens in das Infundibulum fort. Der Aquädukt verbindet den III mit dem IV. Ventrikel (Fig. 168).

Digitized by Google

Im engsten Anschluss an die Entstehung des Balkens und des Gewölbes tritt bei Säugetieren noch der sogenannte V. Ventrikel hinzu. Dieser ist mit den übrigen Ventrikeln morphologisch nicht gleichwertig, insofern er nur einen Spaltraum zwischen den medialen verdünnten Hemisphärenwänden, welche man an der betreffenden Stelle als Septum pellucidum bezeichnet, darstellt.

Lagen nun anfangs alle fünf Hirnbläschen in einer Horizontalen, so tritt im Lauf der Entwickelung die sogen. **Hirnbeuge** auf, d. h. die Bläschen beschreiben mit ihrer Achse einen ventralwärts offenen Bogen, so dass das Mittelhirn in einer gewissen Periode die höchste Kuppe desselben darstellt (Fig. 169). Man nennt dies die Scheitelbeuge (*SB*) und stellt ihr zwei weitere, namentlich bei Säugern deutliche Beugestellen als Brücken- und Nackenbeuge gegenüber (*BB*, *NB*). Dabei spielt sowohl das Schädelwachstum als auch die rasch zunehmende Längenausdehnung des Gehirns eine grosse Rolle. Es handelt sich teils um eine Art von Umkippen des Hirnrohres, teils wird dasselbe von hinten und vorne her zusammengeschoben und mannigfach gekrümmt.

Während nun diese Krümmungen bei Fischen und Amphibien später wieder so gut wie ganz ausgeglichen werden, persistieren sie mehr oder weniger stark bei höheren Typen, wie vor allem bei den Säugern. Hier werden die ursprünglichen Verhältnisse namentlich auch dadurch noch kompliziert, dass die Hemisphären des sekundären Vorderhirns, eine gewaltige Ausdehnung gewinnend, nach hinten wachsen und so sämtliche übrigen Hirnteile allmählich überlagern. Dieser Zustand wird am vollkommensten beim Menschen erreicht. Infolgedessen wird aus der ursprünglichen Hintereinanderlagerung der einzelnen Hirnabschnitte eine derartige Übereinanderlagerung, dass das Zwischen-, Mittel-, Hinter- und Nachhirn basalwärts von den Grosshirnhemisphären zu liegen kommt.

Fische.

Amphioxus.

In der kegelförmigen Auftreibung des vorderen Rückenmarkendes findet sich eine Erweiterung des Zentralkanales, und diese ist einem Ventrikel gleich zu erachten. Dorsalwärts öffnet sich der Ventrikelraum frei gegen das umgebende Medium, und jene Öffnung kann nichts anderem als einem Neuroporus, d. h. dem Umbildungsprodukt einer letzten Verbindung des Hirnes mit der Oberhaut, entsprechen. Welchen Abschnitten des Gehirnes der Kranioten das Amphioxushirn („Archencephalon", v. Kupffer) entspricht, und inwieweit es sich dabei vielleicht bereits um Rückbildungen handelt, lässt sich nicht mit Sicherheit bestimmen, da eine Abgrenzung des Gehirnes vom Rückenmark, in welches sich der Ventrikelraum als Canalis centralis fortsetzt, auf Schwierigkeiten stösst. Dasselbe gilt für die zerebralen [1]) und spinalen Nerven, beziehungsweise für den ganzen Kopfbezirk [2]).

[1]) Genau genommen gehen die als „Hirnnerven" beschriebenen Nerven vom Übergangsgebiet des Hirns zum Rückenmark aus.

[2]) Am Ventrikelboden findet sich eine von der umgebenden Hirnwand scharf abge-

Digitized by Google

Cyklostomen.

Die **Cyklostomen** sind durch eine sehr niedere, in mancher Beziehung auf rein embryonalem Typus stehen bleibende Entwicke-

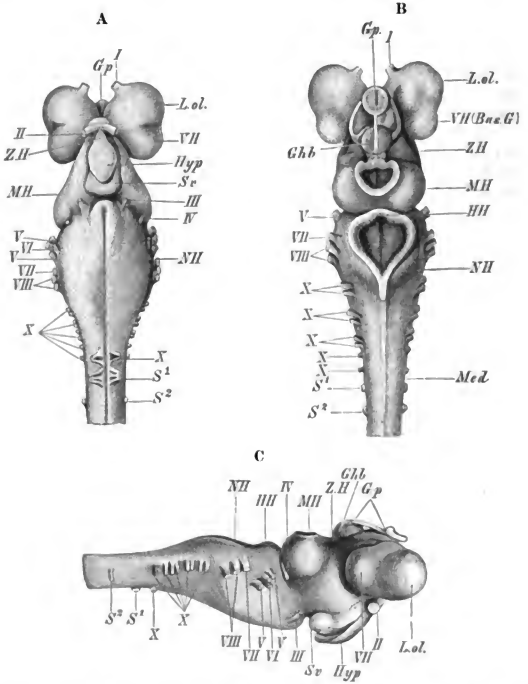


Fig. 170. Gehirn von Ammocoetes. Das Pallium ist weggelassen. A ventrale, B dorsale, C Profilansicht. *Ghb* Ganglia habenulae, *Gp* Glandula pinealis, *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *I—X* erster bis zehnter Hirnnerv, *L.ol.* Lobus olfactorius, *MH* Mittelhirn, *Med* Medulla, *NH* Nachhirn, S^1, S^2 erster und zweiter Spinalnerv, *Sv* Saccus vasculosus, *VH* Vorderhirn resp. dessen Basalganglion (*Bas. G.*), *ZH* Zwischenhirn.

lungsstufe des Gehirns, charakterisiert, und letzteres zeigt hier unter allen Wirbeltieren die unvollkommenste Verbindung beider Hälften im

grenzte Stelle, die aus hohen palissadenartigen Zellen besteht, welche mit Nervenfasern in Verbindung stehen sollen. Jede Zelle trägt ein Flimmerhaar. Ob es sich um ein Homologon des Infundibularorgans der Vertebraten handelt, erscheint zweifelhaft (J. Boeke).

Digitized by Google

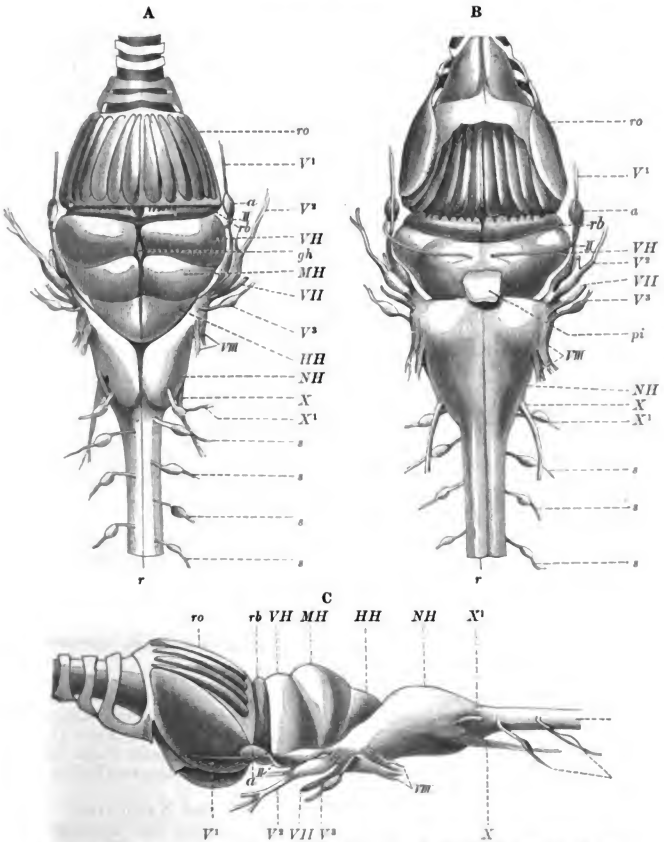


Fig. 171. Gehirn von Myxine, nach G. Retzius. A dorsale, B ventrale, C seitliche Ansicht. Das periphere Riechorgan mit Knorpelgerüst *(ro)* ist vorne in situ gelassen. *a* Auge, *gh* Ganglion habenulae, *HH* Hinter- und *NH* Nachhirn, *II* rudimentärer Optikus, *MH* Mittelhirn, *pi* Processus infundibuli, *r* Rückenmark, *rb* Riechhirn, *s*, *s*, *s* Spinale Nerven (dorsale Wurzeln mit Ganglien), *VH* Vorderhirn, V^1, V^2, V^3 erster bis dritter Trigeminus-Ast, *VII* Facialis, *VIII* Akustikus, *X* Vagus, X^1 sensibler Vagusast oder dorsaler Ast eines spino-occipitalen Nerven.

Bezüglich einer anderen Auffassung der einzelnen Hirnteile vergl. den Text.

Digitized by Google

Dachbezirk durch nervöse Elemente. Das Dach wird, wie man am besten auf Sagittalschnitten sieht, hauptsächlich durch Gefässe und Membranen, bezw. durch Plexus choroidei gebildet. Die einzigen schmalen Brücken aus nervöser Substanz sind das primitive Hinterhirn, die hintere Portion des Mittelhirns, die hintere Kommissur und das Ganglion habenulae der rechten Seite. Sehr primitive Verhältnisse besitzt namentlich das schlanke, langgestreckte Gehirn von **Ammocoetes** (Fig. 170). Die einzelnen Hirnpartien liegen hier, wie dies auch für Petromyzon gilt, in fast rein horizontaler Richtung hintereinander, und es ist sehr bemerkenswert, dass der in der Einleitung als Mantelteil oder Pallium bezeichnete Abschnitt des sekundären Vorderhirnes zum grossen Teil nur aus einer zusammenhängenden, einschichtigen Lage von Epithelzellen besteht, die an ihrer Dorsalfläche

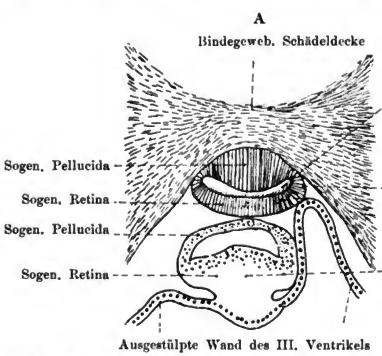


Fig. 172 A. Der ganze Pinealapparat von Petromyzon marinus. Querschnitt. (Nach Studnička.)

von der Pia mater überzogen wird. Nur lateralwärts existiert jederseits ein richtiges nervöses Mantelgebiet, welches sich vom Stammganglion (Corpus striatum) aus dorsal erstreckt. Auf der Figur 170 ist der Mantelteil entfernt, dagegen die verdickte basale Partie erhalten. Vorne schliessen sich an letztere die Riechlappen (*Lol*) an, in welche sich der Seiten-Ventrikel fortsetzt.

Von auffallender Länge ist das Hinter- und Nachhirn, so dass das Gehirn des Ammocoetes zum grossen Teil sozusagen einen spinalen Habitus besitzt. Im Gegensatz dazu erscheinen die einzelnen Hirnteile, zumal das Mittelhirn, von Petromyzon[1]) mehr in die Breite entwickelt. Das Hinterhirn, welches die einfachste Gestaltung unter allen Wirbeltieren besitzt, ist nur durch eine kleine Querfalte, welche von vorne her den Eingang zum IV. Ventrikel etwas

[1]) Bezüglich der Struktur der Hypophyse von Petromyzon verweise ich auf die Arbeit von G. Sterzi.

Digitized by Google

überragt, dargestellt. Das Dach des Mittelhirnes ist zum grössten Teil epithelialer Natur und ist wie dasjenige des III. und IV. Ventrikels von einem Plexus chorioideus überzogen [1]).

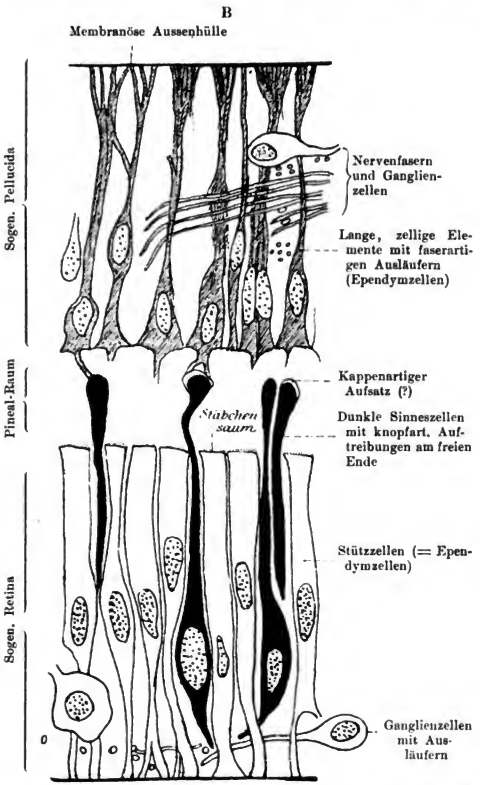


Fig. 172 B. Abschnitt aus dem Pinealorgan von Petromyzon marinus. Querschnitt bei starker Vergrösserung. (Nach Studnička.)

[1]) Welche Bedeutung den von Dendy am Hirndach von Ammocoetes beschriebenen, bilateral symmetrisch neben der Medianlinie angeordneten und von Flimmerepithel ausgekleideten Gruben zukommt, steht noch dahin. Nach Dendy's Ansicht dienen sie zur Fortbewegung der Ventrikelflüssigkeit, und vielleicht fällt das am Ventrikelboden des Amphioxus liegende Organ unter denselben physiologischen Gesichtspunkt.

Digitized by Google

Das Gehirn der **Myxinoiden** entsteht durch eine Einfaltung der Medullarrinne und hat insofern die primitive (röhrige) Entwickelungsform bewahrt. Es zeigt in seinem Aufbau manche Eigentümlichkeiten, wodurch es sich von dem eine höhere Entwickelungsstufe repräsentierenden Gehirn der Petromyzonten unterscheidet. Vor allem macht es einen breiteren, plumperen Eindruck, und die auf der Dorsalseite durch eine fortlaufende Längsrinne deutlich in je eine rechte und linke Seite geteilten Einzelabschnitte erscheinen in der Querrichtung mehr zusammengeschoben. Ein Pallium ist nicht nachweisbar (wenigstens nicht im erwachsenen Zustande). Am vorderen ventralen Umfang des Vorderhirnes liegt eine kleine, mediane, isolierte Höhle, die als ein Rest des *III.* Ventrikels zu deuten ist und die, was für das reduzierte Ventrikelsystem überhaupt gilt, starken individuellen Schwankungen unterliegt. Das Riechhirn wird durch eine Querfurche vom Vorderhirn abgesetzt.

Das Zwischenhirn ist von der Dorsalseite nicht sichtbar; ventralwärts springt ein Processus infundibuli deutlich hervor. Das Mittelhirn stellt die höchste Erhebung des ganzen Gehirns dar. Der Aquädukt reicht nur bis zur Mitte nach vorn und endigt dann blind (rudimentärer Charakter). Das Hinterhirn, nach rückwärts zugespitzt, ist viel mächtiger entwickelt als bei Petromyzonten und erinnert an gewisse embryonale Entwickelungsstufen der Teleostier; es bedeckt die Rautengrube vollkommen. Die Medulla oblongata ist dorsalwärts durch zwei lappenartige, durch einen Längsspalt getrennte Hervorragungen charakterisiert.

In der obigen Darstellung bin ich G. Retzius gefolgt, es erscheint aber auf Grund neuerer Arbeiten (vergl. J. F. Holm) sehr wahrscheinlich, dass der von Retzius als Vorderhirn (Fig. 171, *VH*) bezeichnete Abschnitt nicht einem solchen, sondern dem Thalamencephalon entspricht, und dass ferner dem Mesencephalon (*MH*) auch noch das von Retzius als Hinterhirn (*HH*) aufgefasste Gebiet (als Corpus quadrigeminum posterius) zuzurechnen ist. — Ein Hinterhirn oder Kleinhirn würde somit den Myxinoiden überhaupt fehlen. Nachuntersuchungen scheinen dringend geboten.

Am Pineal-Apparat von Petromyzon unterscheidet man zwei bläschenartige Gebilde, von welchen das eine (grössere) dorsal, das andere ventral liegt. Ersteres, in welches der von der Commissura posterior ausstrahlende Zirbelstiel direkt übergeht, entspricht der eigentlichen Epiphyse; die Zellen seiner ventralen Wand sind pigmentiert, bedürfen aber noch einer feineren histologischen Untersuchung. Das darüber befindliche Integument ist pigmentlos, und das Schädeldach zeigt an der betreffenden Stelle eine leichte Einsenkung.

Das ventrale Bläschen stellt das Parietalorgan dar; es ist, wie das dorsale Bläschen, mit dem Zwischenhirndach, bezw. mit dem Ganglion habenulae der linken Seite durch einen Nerven verbunden; es bleibt nicht nur kleiner als das dorsale, sondern zeigt sich auch einfacher gestaltet und unterliegt vielen individuellen Schwankungen. Bezüglich der gröberen und feineren Strukturverhältnisse verweise

Digitized by Google

ich auf die Fig. 172 **A** und **B**. Gleichwohl zeigen beide Bläschen viele Ähnlichkeit miteinander.

Die genetischen Beziehungen des dorsalen und des ventralen Bläschens liegen noch nicht klar[1]).

Der Pinealapparat der Myxinoiden ist offenbar sehr stark rückgebildet, und von der eigentlichen Epiphyse ist nichts nachzuweisen.

Selachier.

Wie das Gehirn der Cyklostomen, so stellt auch dasjenige der Selachier einen besonderen, in mancher Beziehung in sich abgeschlossenen Entwickelungstypus von eigentümlicher Ausgestaltung dar; allein es kommt hier zu einer viel reicheren Differenzierung der einzelnen Hirnregionen, als wir sie dort beobachtet haben. Nach der äusseren Form kann man zwei grosse Gruppen von Selachiergehirnen aufstellen. Die eine, welche durch die Spinaces, Scymni und Notidani dargestellt wird, zeichnet sich durch ein sehr schlankes, in die Länge gestrecktes, der übrige Teil der Selachier dagegen durch ein gedrungeneres, in seinen einzelnen Teilen mehr zusammengeschobenes Gehirn aus. Fast bei allen Haien prävaliert das Vorderhirn durch bedeutende Grösse über alle übrigen Hirnabschnitte. Sein paariger, dem sekundären Vorderhirn aller Vertebraten zugrunde liegender Charakter ist bald deutlich (Notidaniden), bald nur sehr undeutlich ausgesprochen (z. B. bei Scyllium). Allein auch im letztgenannten Fall sind im Innern noch Spuren des bilateralen Ventrikelsystems zu konstatieren. Zu einer eigentlichen Trennung des Mantels in zwei Hemisphären kommt es bei Selachiern nie. Bei den Rajidae, deren Vorderhirn eine äusserlich nur sehr seichte Medianfurche besitzt, besteht nur eine einfache Vorderhirnhöhle; bei Myliobatiden verschwindet auch letztere, und das Vorderhirn besteht aus soliden Ganglienmassen (regressive Erscheinung).

Bemerkenswert sind die mächtigen, in ihrer Länge und Form übrigens grossen Schwankungen unterliegenden Riechlappen, welche entweder als vordere oder als seitliche Ausbuchtungen des Vorderhirnes entstehen, und in welche sich der Ventrikel direkt fortsetzt. Die weitere Entwickelung kann eine doppelte sein: entweder bleibt der Lobus dem Gehirn ab origine dicht aufgelagert, oder aber er wird, mit seinem Vorderende der Riechkapsel innig sich anschmiegend, durch letztere weit mit ausgezogen. Infolgedessen differenziert er sich in einen der Riechkapsel dicht anliegenden Bulbus, sowie in einen proximal davon liegenden Tractus olfactorius; als dritter Abschnitt figuriert ein dem Vorderhirn der Hemisphäre aufsitzendes, mehr oder weniger deutlich ausgeprägtes Gebiet, das sogenannte Tuberculum olfactorium[2]). Aus dem hinteren Teile desselben soll der Hippocampus hervorgehen (s. später).

[1]) Die beiden blasenartigen Ausstülpungen erinnern an die Befunde bei Amia. Bei Petromyzon marinus sind die beiden Bläschen tief in das bindegewebige Dach der Schädelkapsel eingebettet und liegen viel weiter vom Gehirn entfernt, als bei Petromyzon Planeri, wo sie dem Gehirn dicht aufliegen (Fig. 172 **A**).

[2]) Dieser Entwickelungsgang des Olfactorius-Gebietes ist auch, wie aus den folgenden Kapiteln hervorgeht, für alle anderen Wirbeltiere typisch.

Digitized by Google

Das zwischen Vorder- und Mittelhirn wie eine schmale Kommissur eingekeilte und dorsal von einem wechselnd starken Plexus chorioideus überdeckte Zwischenhirn wächst an seinem Dach

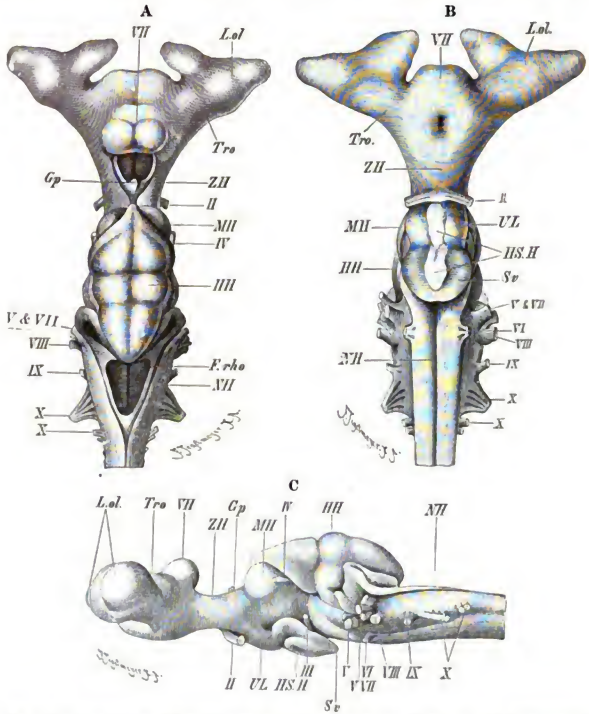


Fig. 173. Gehirn von Scyllium canicula. **A** dorsale, **B** ventrale, **C** Profilansicht. *F.rho* Fossa rhomboidalis, *Gp* Glandula pinealis, abgeschnitten, *HH* Hinterhirn, *HS.H* Hypophyse, *I—X* erster bis zehnter Hirnnerv, *L.ol* Lobus olfactorius, *MH* Mittelhirn, *NH* Nachhirn, *Sv* Saccus vasculosus, *Tro* Sehr kurzer Tractus olfactorius, *UL* Unterlappen, *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn. Der Schlitz des Zwischenhirns und der Fossa rhomboidalis ist von Epithel, resp. von Plexus chorioidei bedeckt zu denken. Die ventralen Vaguswurzeln sind auf der Fig. B nicht eingezeichnet.

zu einer kamin- oder röhrenartigen Epiphyse aus, die eine solche Länge erreichen kann, dass sie das Vorderende des Gehirnes noch um eine grosse Strecke überragt. Mit seinem Vorderende kann

Digitized by Google

der Zirbelschlauch bis in die Schädeldecke hinein dringen, oder liegt das Vorderende in oder sogar ausserhalb der Präfrontallücke im subkutanen Gewebe. Ein Parietalorgan ist nicht entwickelt.

Am Boden des Zwischenhirns liegen ein Paar kleiner, lappiger Anhänge (Lobi inferiores)[1]) und ein aus der Wand des Infundibulums sich differenzierender, epithelialer Sack (Saccus vasculosus s. Infundibulardrüse). Letzterer steht mit dem Infundibulum in offener Verbindung und ergiesst sein Sekret in den Ventrikelraum. Die Infundibulardrüse ist allseitig von einem kavernösen Blutsinus umspült, und dicht dabei liegt die Hypophyse (vergl. Fig. 173). Die Basis des Zwischenhirns bilden die Pedunculi cerebri.

Das Mittelhirn überdeckt nach vorne hin, sowohl basal- als dorsalwärts, einen grossen Teil des Zwischenhirnes und drängt sich auch in letzteres von hinten her herein, so dass der dritte Ventrikel dadurch sehr verengt wird. Die Oberfläche ist in zwei Höckern hervorgetrieben.

Das Hinterhirn stellt bei Selachiern immer einen sehr mächtigen Hirnteil dar, der in mehrere hintereinander liegende Blätter oder Lappen zerfallen und das Nachhirn mehr oder weniger weit überlagern kann. Letzteres ist bei Haien, zumal bei den Notidaniden und bei Scymnus, ein langgestreckter, zylindrischer Körper, während es bei Rochen mehr zusammengezogen und dreieckig erscheint. An den Seitenpartien des Bodengraues der Rautengrube (IV. Ventrikel) findet sich eine Anzahl höckeriger, den Ursprüngen von Nerven (Vagusgebiet) entsprechender Vortreibungen. An eben dieser Stelle liegen beim Zitterrochen die, eine Menge riesiger Ganglienzellen einschliessenden, früher schon erwähnten, mächtigen Lobi electrici. (Über weitere Details vergleiche die Fig. 173 **A, B, C.**)

Ganoiden.

Bei den Ganoiden ist das Gehirnrohr, ähnlich (wenn auch nicht mehr so stark) wie bei Selachiern und Dipnoërn, am vorderen Abschnitt des Mittelhirns ventralwärts gekrümmt und geht basalwärts in die Wand des Infundibulum über.

Im Hirnmantel, welcher bei Selachiern fast in seiner ganzen Ausdehnung aus Nervenmasse besteht, sind bei Ganoiden regressive Veränderungen vor sich gegangen, so dass er hier nur durch epitheliale Gebilde und membranöse Hüllmassen aufgebaut wird[2]). Nach vorne davon sind die Riechlappen enge angelagert.

Das Zwischenhirn, welches in die Tiefe versenkt erscheint, entwickelt einen kräftigen Zirbelschlauch[3]), dessen distales Ende

[1]) Sie entsprechen den „Lobi laterales" der Saurier-Hypophyse und finden sich in wechselnder Form und Grösse auch an der Hypophyse anderer Wirbeltiere.

[2]) Bei Amia, wo nur die mediale Wand des Palliums aus Epithelgewebe besteht, ist der Reduktionsprozess noch nicht so weit fortgeschritten. (Über Acipenser vergl. Johnston.)

[3]) Bei Polypterus und Calamoichthys ist die Zirbeldrüse in einen sehr grossen, epithelialen Sack umgebildet, doch bedarf dies einer erneuten Untersuchung.

Digitized by Google

in eine grubige Vertiefung der Schädeldecke eingelassen ist. Die Hypophyse[1]), die Lobi inferiores und der Saccus vasculosus sind sehr voluminös.

Das Mittelhirn ist an seinem Gewölbe bei Acipenser nicht so deutlich, wie bei Knochenfischen, in zwei Lappen geteilt, ein Punkt, der von keiner tieferen morphologischen Bedeutung ist (vergl. auch das Ceratodus- und Protopterus-Gehirn); seine Basis liegt in der direkten Achsenverlängerung der Medulla oblongata.

Was endlich das Hinterhirn betrifft, so springt es, ganz wie bei Teleostiern, unter der Form einer „Valvula cerebelli" weit in den Ventrikel des Mittelhirns herein. Seitlich ragt es höckerartig vor.

Das Gehirn von Amia leitet zu demjenigen der Teleostier hinüber. Eine neue Bearbeitung erfordert das eine Sonderstellung einnehmende Crossopterygier-Gehirn, wie namentlich das von Polypterus bichir.

Teleostier.

Wie bei anderen Fischordnungen, so ist auch bei Teleostiern das gesamte Hirn durch eine Schicht fettigen und lymphadenoiden Gewebes von der Schädelwand getrennt, so dass es also das Cavum cranii lange nicht ausfüllt.

Obgleich auch das Gehirn der Selachier schon einen vielgestaltigen Charakter aufweist, so ist doch der unter den verschiedenen Teleostiergruppen uns entgegentretende Formenreichtum des Gehirns noch ungleich grösser, ja weitaus am grössten unter allen Wirbeltieren. Es liegt somit auf der Hand, dass hier nicht alle Einzelheiten aufgezählt werden können, sondern summarisch verfahren werden muss. Vor allem wird es darauf ankommen, die Hauptdifferenzen dem Selachiergehirn gegenüber hervorzuheben, und diese bestehen in erster Linie darin, dass das Teleostiergehirn durchweg kleinere Dimensionen besitzt.

Auch bei Teleostiern handelt es sich wieder um ein epitheliales Pallium[2]), welches aber keine mediale Einstülpung erfährt. Gleichwohl kann man von Seitenventrikeln reden, die allerdings ihrer geringen Ausdehnung wegen bei der Untersuchung leicht übersehen werden. Basalwärts liegen, wie bei Ganoiden,

---

Devon'sche Ganoiden besassen noch ein Scheitelloch, und dasselbe gilt auch für die Plakodermen.

1) Bei allen Ganoiden zeigt der Saccus vasculosus (Infundibular-Drüse) einen deutlich drüsigen Bau. Es handelt sich um zahlreiche, dicht verfilzte, epitheliale Schläuche, welche sich an verschiedenen Stellen ins Infundibulum hinein öffnen, und welche hier wie bei Selachiern u. a. offenbar mit der Abscheidung der Ventrikelflüssigkeit betraut sind. Von grossem Interesse ist ferner der Umstand, dass bei Polypterus und Calamoichthys auch noch in postembryonaler Zeit ein mit der Mundhöhle in offener Verbindung stehender hohler Gang persistiert. Derselbe liegt zusamt der in reichliches lymphoides Gewebe eingebetteten Hauptmasse des Saccus vasculosus in einem besonderen, von dem eigentlichen Cavum cranii abgekammerten Knochenkanal, welcher durch die medianwärts einspringenden (trabekulären) Schädelwände gebildet wird.

2) Das epitheliale Dach kann oralwärts in einen langen Schlauch auswachsen („Parapinealorgan") (Cyclothone acclinidens).

Digitized by Google

mächtige Nervenmassen, welche dem Corpus striatum der höheren Wirbeltiere entsprechen. Aus jenen basalen Vorderhirnteilen, die durch eine Kommissur (Commissura interlobularis s. anterior) untereinander verbunden werden, entspringen mark-

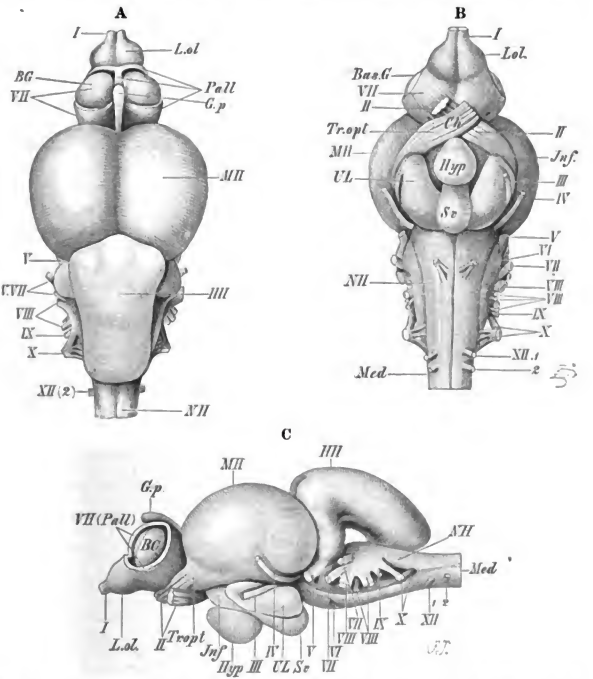


Fig. 174. Gehirn von Salmo fario. A dorsale, B ventrale, C Profilansicht. *BG* und *Bas.G* Basalganglion desselben, *Ch* Chiasma, *G.p* Glandula pinealis, *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *Inf* Infundibulum, *I—X* erster bis zehnter Hirnnerv. Der zwölfte Nerv wird durch den ersten Spinalnerven *(XII,1)* dargestellt, *2* zweiter Spinalnerv, *L.ol* Lobus olfactorius, *MH* Mittelhirn, *Med* Medulla, *NH* Nachhirn, *Pall* Mantel des Telencephalon, *Sc* Saccus vasculosus, *Tr.opt* Tractus opticus, *UL* Unterlappen, *VH* Vorderhirn.

haltige Faserzüge (Pedunculi cerebri), welche durch das Zwischenhirn und Mittelhirn spinalwärts ziehen.

Lobi olfactorii sind allgemein vorhanden; sie bleiben entweder dem Gehirn dicht angelagert oder differenzieren sich in der bei den Selachiern geschilderten Weise.

Digitized by Google

Das Zwischenhirn erscheint auch hier (vergl. die Ganoiden) zwischen Vorder- und Mittelhirn in der Regel in die Tiefe gerückt, und letzteres ist durchweg stattlich entwickelt (Fig. 174). Ein

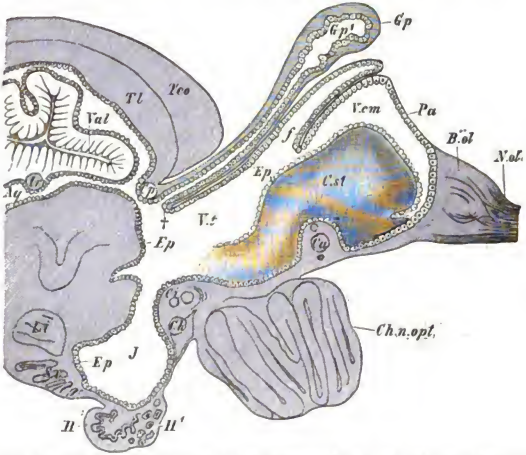


Fig. 175. Sagittalschnitt durch die vordere Hälfte des Teleostiergehirns mit Zugrundelegung einer Abbildung von Rabl-Rückhard, das Gehirn der Bachforelle darstellend. *Ap* Aquaeductus Sylvii, *B.ol, N.ol* Bulbus und Nervus olfactorius, *Ca* Commissura anterior, *Ch.n.opt* Chiasma nerv. opticorum, *Ch* Commissura horizontalis (Fritsch), *Ci* Commissura inferior (Gudden), *Cp* Commissura posterior, *C.st* Corpus striatum, welches man sich seitlich von der Medianebene, in welcher sonst das ganze übrige Gehirn dargestellt ist, liegend zu denken hat, *Gp* Glandula pinealis mit einer Höhle *Gp*[1] im Innern, *HH*[1] Hypophyse, *J* Infundibulum, *Li* Lobi inferiores, *Sv* Saccus vasculosus, *Teo* Tectum loborum opticorum, *Tl* Torus longitudinalis, *tr* N. trochlearis, *Val* Valvula cerebelli, *V.cm* Ventriculus communis des sekundären Vorderhirns, *V.t* Ventriculus tertius. Bei † geht die vordere Wand des Zirbelschlauchs, welcher so gut wie die ganze Innenfläche der Hirnventrikel von dem Ependym *(Ep, Ep)* ausgekleidet wird, in die epitheliale Decke des sekundären Vorderhirns *Pa* (Pallium) über; zuvor aber bildet sich eine vor der Epiphysenausstülpung gelegene, zweite Ausstülpung, welche einem rudimentären Parietalorgan entspricht (bei *f*).

Epiphysenschlauch ist deutlich ausgeprägt, ragt aber in der Regel nicht in die Schädeldecken hinein[1]). Das nach vorne davon sich

[1]) Ein im Lauf der Entwickelung wieder verschwindendes Foramen parietale findet sich bei mehreren Teleostiern, wie z. B. bei Cottus und Salmo. Bei Panzerwelsen (z. B. bei Callichthys) und anderen Teleostiern persistiert es, ohne dass jedoch das Pinealorgan hier eine vollkommenere Entwickelung erfahren würde als bei den übrigen Teleostiern.

Bei dem durch seine Leuchtorgane ausgezeichneten Teleostier Argyropelecus ist der Pinealapparat mächtig entwickelt. Er besteht, wie bei Cyklostomen, aus zwei Bläschen, nämlich einem dorsalen und einem ventralen, welche unter einer rundlichen Lücke im Knorpel des vorderen Schädeldaches gelegen sind. Das dorsale Bläschen ist pilz-

Digitized by Google

anlegende Parietalorgan aber bildet sich schon während der Ontogenese wieder zurück.

Die Lobi inferiores, der in das Infundibulum mündende Saccus vasculosus und die Hypophyse spielen in der Reihe der Teleostier eine hervorragende Rolle, unterliegen aber grossen Form- und Grösseschwankungen. Bei den Embryonen verschiedener Teleostier erfolgt die Anlage des Infundibulum unter Verhältnissen, die den Gedanken an ein larvales Sinnesorgan nahe legen (Boeke)[1].

Das sehr voluminöse Mittelhirn entspricht im histologischen Bau seines dorsalen Abschnittes dem vorderen Vierhügelpaar der höheren Vertebraten. Funktionell aber deckt es sich nicht nur mit letzterem, sondern bildet auch in physiologischer Beziehung einen Ersatz der bei Teleostiern, wie oben erwähnt, fehlenden Grosshirnhemisphären.

Das in die Höhle des Mittelhirnes (Valvula cerebelli) sich einschiebende Hinterhirn zeigt vielfache Variationen, im allgemeinen aber stellt es einen mächtig entwickelten und komplizierten Hirnteil dar, welcher auch seiner feineren Struktur nach einen Vergleich mit dem Cerebellum der höheren Wirbeltiere erlaubt.

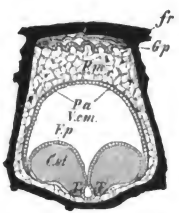


Fig. 176. Querschnitt durch das Teleostiergehirn. *Ep* Ependym. *fr* Os frontale, unter welchem der Zirbelschlauch *Gp* im Querschnitt sichtbar ist, *Pa* das aus einer einfachen Epithellage gebildete, von der Pia mater überzogene Pallium, d. h. die Decke des sekundären Vorderhirns oder der Hemisphären, *Pm* darüber der sehr weite Subdural-Raum, *TT* Tractus olfactorii basalwärts von den Corpora striata *(C.st)*, *V.cm* Ventriculus communis.

Alles in allem erwogen, macht das Teleostiergehirn in seinem ganzen Aufbau den Eindruck einer in sich abgeschlossenen Bildung; es erscheint als letzter Ausläufer einer langen Reihe von Entwickelungsformen, deren Ausgangspunkt bis jetzt nicht genau zu bestimmen ist. Weder an das **Cyklostomen-**, noch an das **Selachiergehirn** direkt sich anschliessend, hat es — das lässt sich mit Sicherheit behaupten — ganoidenartige Zwischenstufen durchlaufen. Dass aber beim **Ganoidenhirn**

förmig gestaltet und besitzt im Innern einen engen Hohlraum. Es zeigt einen deutlich regressiven Charakter, und dies gilt noch in viel höherem Grade für das ventrale, kolbenförmige Bläschen, welches vom dorsalen überlagert und so vom Pinealloch ausgeschlossen ist. Beide Organe sind von zahlreichen Gefässen umsponnen und haben den Charakter des Nervengewebes grossenteils eingebüsst (Handrick). Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt der Pinealapparat des Tiefsee-Teleostiers Cyclothone acclinidens (Gierse). Es handelt sich, wie bei gewissen Sauriern, um zwei symmetrische Pinealnerven, welche zum Gehirn ziehen.

[1]) Nach Gregory entsteht der Hirnanhang der Teleostier, abgesehen von dem cerebralen Abschnitte, aus einem entodermalen und einem ektodermalen Teil. Ersterer tritt zuerst auf und ist unpaar; letzterer erscheint später, und zwar als dorsale, paarige und hohle Ausstülpung einer doppeltblätterigen Ektodermtasche. Beide Abschnitte bewahren bis unmittelbar vor dem Durchbruch des Mundes ihre Selbständigkeit. Von da ab beginnen sie zu einem einheitlichen Gebilde miteinander zu verschmelzen und erfahren dann jene Umwandlungen, welche zur definitiven Form des Hirnanhanges führen.

Digitized by Google

selbst z. T. schon reduzierte Verhältnisse vorliegen, wurde früher erörtert.

Dipnoi.

Hier lassen sich in mancher Hinsicht, und zwar sowohl bezüglich der äusseren, wie der inneren Struktur, einerseits Anklänge an das Selachier- und Ganoiden-, andererseits an das Amphibienhirn konstatieren.

Das stattliche, einen nervösen Mantel (Pallium) besitzende Vorderhirn, dessen Hemisphären durch die tief einschneidende Mantelspalte gänzlich voneinander getrennt sind[1]), ist bei Protopterus seitlich komprimiert und zeigt sich mit seiner Hauptmasse durch eine deutliche Furche von den eng angeschlossenen Lobi olfactorii abgesetzt. Lateral, hinten und basal springt jede Hemisphäre in einen deutlichen Lappen aus, welcher einem zu der Riechsphäre in engen Beziehungen stehenden Lobus hippocampi entspricht und welcher auch charakteristische Ganglienzellen führt.

Das Zwischenhirn von Protopterus, zumal seine Decke, ist durch Verhältnisse ausgezeichnet, welche gerade für die Dipnoër höchst charakteristisch sind. Die langgestielte Zirbel durchbohrt mit ihrem Endbläschen das knorpelige Schädeldach. Das unpaare Mittelhirn ist gut ausgeprägt.

Das noch auf indifferenter Stufe stehende, sehr einfach gestaltete Hinterhirn imponiert äusserlich nicht als ein so gewaltiger Hirnabschnitt, wie dies z. B. bei Selachiern und auch bei Teleostiern der Fall ist; es erinnert an dasjenige der Urodelen, ist aber besser entwickelt als bei letzteren. Das Vorhandensein einer Valvula cerebelli weist noch auf niedrige Typen zurück[2]).

Das Ceratodushirn, dessen Schilderung ich die Arbeit von Bing und Burckhardt zugrunde lege, zeigt wesentliche Unterschiede von demjenigen der anderen Dipnoër, welche letztere in ihrem Hirnbau fast ganz miteinander übereinstimmen.

Das Hirn des Ceratodus füllt die Schädelhöhle nur im Gebiet des Vorderhirns, des Rhinencephalon, annähernd aus, alle weiter kaudalwärts liegenden Abschnitte bleiben von der Wandung weit entfernt. Diese grossen Wachstumsdifferenzen zwischen Hülle und Inhalt konnten natürlich auf die Konfiguration des Gehirns nicht ohne Einfluss bleiben und mussten zu Verschiebungen führen. Dies macht sich namentlich in der Regio olfactoria bemerklich, wo die gewaltigen Tubercula olfactoria beiderseits die Hemisphären des Vorderhirns bis zu deren kaudalem Ende übergreifen und sie somit vollkommen wie eine Kappe bedecken. Die Hemisphären des Vorderhirns sind eiförmige, seitlich etwas abgeplattete, eng aneinander geschlossene Gebilde ohne Andeutung einer Lappung. Ventral schneidet zwischen beiden eine tiefe Medianfissur ein, während sie dorsalwärts (— und das ist

[1]) Infolgedessen besteht erst weit hinten, von der Commissura anterior an, wieder eine Verbindung zwischen rechts und links.

[2]) Das Nachhirn von Protopterus wird von einem vielfach quergefalteten Plexus chorioideus abgeschlossen, und dieser wird von dem endolymphatischen System des Gehörorgans (s. dieses) überlagert.

Digitized by Google

eben charakteristisch für Ceratodus —) durch einen die Medianfissur überbrückenden Streifen des Plexus chorioideus teilweise miteinander verbunden worden.

Kompliziert gestaltet sich das Dach des 3 Ventrikels, insbesondere der Plexus chorioidei. Ersteres wird gegen das Mittelhirn durch die Commissura posterior abgegrenzt, und von dieser erstreckt sich bis zum Abgang des Zirbelstieles ein kurzes Schaltstück. Oral von dem Ursprung des Zirbelstieles liegt die Commissura anterior, und vor dieser befindet sich das einen breiten, dreieckigen, hohlen Lappen darstellende Zirbelpolster, über welchem der mit einem Bläschen endigende Zirbelstiel dahinzieht. Ventral am Zwischenhirn gliedert sich ein ansehnlicher Lobus inferior ab, welcher ganz allmählich in das Infundibulum übergeht. Daran schliesst sich die Hypophyse.

Das Mittelhirn weist als wichtigstes Merkmal die mediane Scheidung in zwei Halbkugeln, die „Lobi optici" auf. Das kräftig entwickelte Hinterhirn stellt einen mässig sich erhebenden, unpaaren Hirnteil von der Form eines Trapezes mit abgerundeten Ecken dar. Ventralwärts ragt es wulstig in den Ventrikelraum hinein.

Der Übergang der Medulla in das Nachhirn geschieht unter allmählichem Übergang. Eine Umgestaltung erfolgt erst im Bereich des Calamus scriptorius, indem sich die basalen Partien rasch zum Boden der Rautengrube verbreitern, während das Dach des vierten Ventrikels steil emporsteigt. An dessen Dorsalfläche verlaufen die Plexus chorioidei, welche eine komplizierte Y-förmige Skulptur aufweisen, woran sich blatt- und kammartige Bildungen unterscheiden lassen.

Amphibien.

Das Telencephalom der Amphibien unterscheidet sich von dem der Dipnoër durch eine noch höhere Ausbildung des Mantels, an welchem man übrigens, ganz wie bei Dipnoërn, eine äussere faserige und eine innere zellreiche Schicht („Zentrales Grau") unterscheiden kann. Das Basalganglion (Corpus striatum) tritt hier aber noch mehr zurück, indem es nur eine mehr oder weniger stark einragende Verdickung der Hemisphärenwand in das Ventrikellumen darstellt. Ein Lobus hippocampi ist nicht deutlich entwickelt, obgleich Vortreibungen des Zentralgraues offenbar dem Ammonshorn entsprechen. Das Amphibiengehirn vermittelt — ich betone dies ausdrücklich — nicht etwa den direkten Übergang zu demjenigen der Reptilien, sondern ist eine ganz abseits von diesem liegende Bildung. Ist das sekundäre Vorderhirn schon anders gebaut als dasjenige niedriger stehender Vertebraten, so überrascht vollends die durchsichtige Einfachheit des Zwischen- und Mittelhirns denjenigen, der vorher die komplizierten Verhältnisse kennen gelernt hat, welche bei den Fischen an dieser Stelle bestehen.

Das Amphibiengehirn ist neben dem der Petromyzonten das einfachste Gehirn, welches in der Vertebraten-Reihe vorkommt. (Edinger).

Das Urodelengehirn steht noch etwas tiefer als das der Anuren. Die einzelnen Abschnitte, wie namentlich die Hemisphären, sind bei Urodelen noch schlanker und mehr auseinandergerückt, und infolge davon liegt das Zwischenhirn freier zutage.

Digitized by Google

Die Hemisphären sind durch die Mantelspalte bis nach hinten zur medianen Schlussplatte (Lamina terminalis), welche die Commissura anterior und die darüber liegende Balkenanlage enthält, voneinander getrennt. Bei Anuren sind sie in ihrem vorderen Ab-

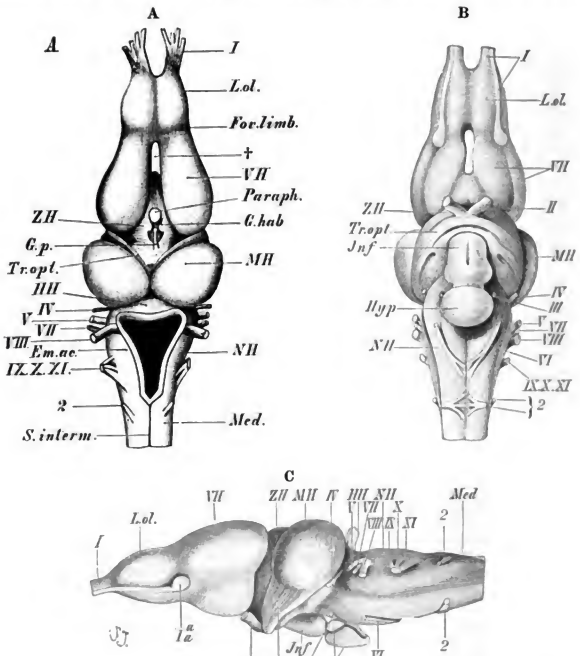


Fig. 177. Gehirn von Rana esculenta. A dorsale, B ventrale, C Profilansicht. *Em. ac.* Eminentia acustica, *For. limb.* Fovea limbica, *G. hab.* Ganglion habenulae, *G. p.* Glandula pinealis, *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *Inf* Infundibulum, *I—XI* erster bis elfter Hirnnerv, *L. ol* Lobus olfactorius, *Med* Medulla spinalis, *MH* Mittelhirn („Lobi optici"), *NH* Nachhirn, *Paraph.* Paraphyse, *S. interm.* Sulcus intermedius Medullae spinalis *Tr. opt* Tractus opticus, *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn, *2* zweiter Spinalnerv, der zum grossen Teil den Hypoglossus bildet, † klaffende Lücke zwischen beiden Hemisphären.

schnitt, dicht hinter den Lobi olfactorii, medianwärts miteinander auf eine kurze Strecke verwachsen. Die Lobi olfactorii sind stets zu erkennen, wenn sie auch nicht immer sehr deutlich von den Hemisphären abgesetzt sind.

Digitized by Google

Das Zwischen- und Mittelhirn („Lobi optici") sind bei Anuren viel breiter als bei Urodelen, ja bei Anuren stellt das Mittelhirn überhaupt den breitesten Hirnabschnitt dar. Im Innern liegt der Aquaeductus cerebri.

Das Infundibulum ist überall gut entwickelt, und dasselbe gilt für die Hypophyse. Der sogen. Processus infundibuli entspricht dem Saccus vasculosus (Infundibulardrüse) der Fische. Zu diesem infundibularen, bei Amphibien bereits in Rückbildung begriffenen Abschnitt des Hirnanhanges tritt auch noch ein solcher vom Ektoderm (aus der Rathke'schen Tasche) und vom Endoderm (präoraler Darm, Seessel'sche Tasche).

Die Epiphysis der Urodelen überschreitet den Schädelraum nicht, bei Anuren[1]) aber ist dies der Fall. Nach der Larvenperiode tritt aber eine teilweise Rückbildung, bezw. eine Abschnürung des Organes ein, allein mehr oder weniger deutliche Spuren eines mit dem Zwischenhirndach in Verbindung stehenden und die Scheitelnaht durchsetzenden Nerven, bezw. des extrakraniellen, verdickten End-Abschnittes des Corpus pineale („Stirnorgan") sind in der Kopfhaut zeitlebens nachweisbar. Ob ein Parietalorgan den Amphibien zukommt, erscheint noch nicht sicher ausgemacht, und weitere Nachrichten hierüber sind abzuwarten[2]).

Das Hinterhirn erscheint bei Anuren und Urodelen, bei welch letzteren es einen noch sehr primitiven Eindruck macht, nur unter der Form einer zarten Querlamelle mit mässiger Auftreibung der mittleren Partie.

Das Gehirn der **Gymnophionen** zeigt mächtigere, mit gewaltigerem Lobus olfactorius versehene Hemisphären, als dasjenige aller übrigen Amphibien. Im Innern liegt ein sehr grosses, von einem Plexus chorioideus überlagertes Basalganglion, und bei Epicrium findet sich die Andeutung eines Lobus hippocampi. Die weiter nach hinten folgenden Hirnpartien werden zum grossen Teil von den Hemisphären überlagert und erscheinen wie zusammengedrängt oder gestaut. Sie erinnern dadurch aufs lebhafteste an das Verhalten des Gehirns von Amphiumalarven. Trichter und Hypophyse ragen weit rückwärts, und letztere erstreckt sich bis an die Ventralseite des Nachhirns. Über den Pineal-Apparat müssen weitere Untersuchungen angestellt werden.

Reptilien.

Während beim Amphibien- und Dipnoër-Gehirn in der äusseren Schicht der Hirnrinde nur sehr wenig zahlreiche zellige Elemente existieren, und die grösseren Zellmassen als „Höhlengrau"

---

[1]) Die weiter vorne, vom Zwischenhirndach sich erhebende, ein gefässhaltiges Knötchen darstellende Paraphyse (Adergeflechtknoten) ist lange Zeit für die Epiphyse gehalten worden.

[2]) Wenn man in Betracht zieht, dass bei paläozoischen Stegocephalen, sowie auch bei zahlreichen anderen fossilen Amphibien und Reptilien ein gut ausgeprägtes Parietalloch vorhanden ist, welches bei Anthracosaurus raniceps nicht einmal von beschuppter Haut überzogen war, sondern ebenso wie die Orbita offen lag, so liegt der Gedanke nahe, dass es sich bei diesen alten Amphibien- und Reptilien-Formen noch um ein wohlausgebildetes Pinealorgan gehandelt haben muss.

Digitized by Google

die Hirnventrikel begrenzen, begegnen wir bei Reptilien zum erstenmal einer peripheren Verlagerung, und diese führt zur Bildung eines „Rindengraus", d. h. einer aus spezifischen Zellen sich aufbauenden Hirnrinde (Cortex cerebri). An diese sind von hier ab

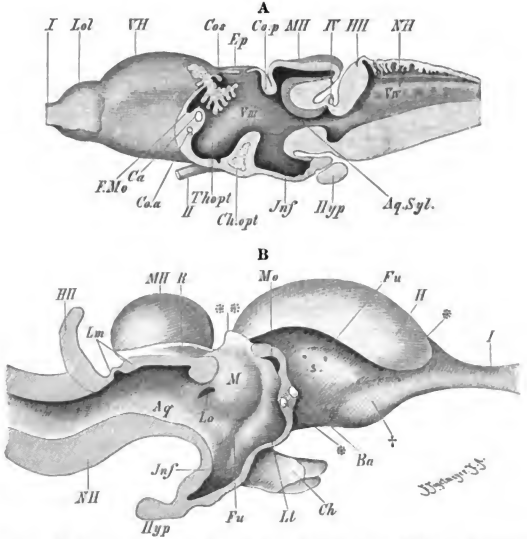


Fig. 178. A Sagittalschnitt durch das Gehirn von Rana. B Derselbe Schnitt durch das Gehirn von Hatteria punctata. (A nach H. F. Osborn.) Ansicht der Ventrikelhöhlen. *Aq.* und *Aq.Syl.* Aquaeductus cerebri (Sylvii), *Ba*, *Ca* Balken (Corpus callosum), darüber ist das Foramen interventriculare (Monroi) [*F.Mo* und *Mo*], dorsalwärts davon liegt im Froschgehirn der lappige (weiss gehaltene) Plexus chorioideus, *Ch.opt* und *Ch* Chiasma nervorum opticum, *Co.a* Commissura anterior; dieselbe ist bei Hatteria durch ein * dargestellt, *Cos* Commissura superior, *Co.p* Commissura posterior, *Ep*, ** abgeschnittene Epiphyse, *H* Hemisphäre des Vorderhirns von Hatteria, welche medianwärts eine von zahlreichen Gefässlöchern (*s*) durchbohrte Furche (*Fu*) besitzt; dieselbe grenzt bei * das Vorderhirn gegen den Tractus olfactorius ab, *Hyp* Hypophyse, *I*, *II*, *IV* Ursprünge des N. olfactorius, opticus und trochlearis, *Inf* Infundibulum, *Lt* Lamina terminalis, *Lol* Lobus olfactorius, *Thopt*, *M* Thalamus opticus, *VH*, *MH*, *HH*, *NH* Vorder-, Mittel-, Hinter- und Nachhirn, *VIII*, *V*^{IV} dritter und vierter Ventrikel, † Hauptwurzel des Tractus olfactorius von Hatteria. An der lateralen Wand des dritten Ventrikels von Hatteria liegt eine Öffnung (*Lo*) und eine Furche (*Fu*).

durch die ganze höhere Vertebratenreihe hindurch die höheren psychischen Funktionen im wesentlichen gebunden. Wie es scheint, war die phylogenetisch älteste Rindentätigkeit an die Riechwahrnehmungen geknüpft. Während also die Olfactorius-Bahnen bei den Fischen z. B. noch im Stammgebiet (Corpus striatum) endigen,

Digitized by Google

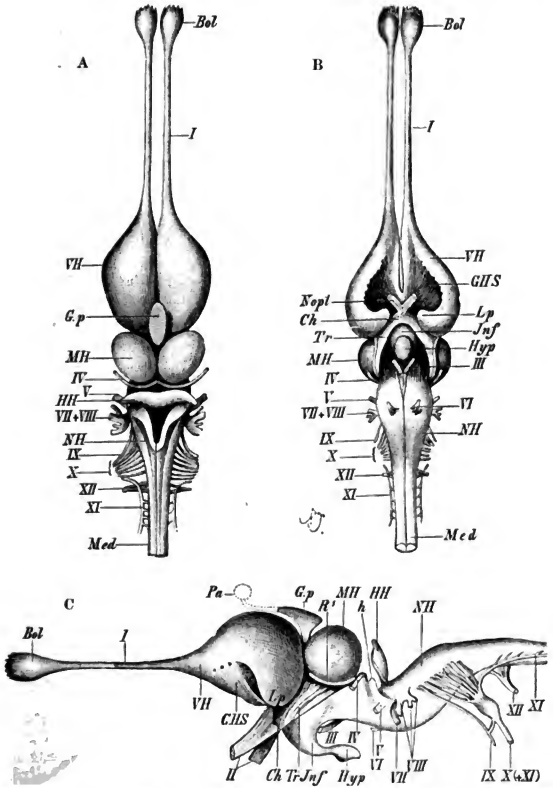


Fig. 179. Gehirn von Hatteria punctata. A dorsale, B ventrale, C Profilansicht. *Bol* Bulbus olfactorius, *Ch* Chiasma des N. opticus, *GHS* Grosshirnschenkel (Pendiculi cerebri), *G.p* Glandula pinealis bei *Pa* (in der Profilansicht) mit dem Parietalauge endigend; auf der dorsalen Ansicht ist die Lage der Glandula pinealis nur schematisch durch Schraffierung angedeutet, *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *h* kleiner Höcker vor dem Hinterhirn, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, *Inf* Infundibulum, *Lp* lappenartiger Vorsprung des Grosshirns (Andeutung eines Lobus hippocampi), *MH* Mittelhirn, *Med* Medulla, *NH* Nachhirn, *N.opt* N. opticus, R^1 ringartige Leiste an der Basis des Mittelhirns, *Tr* Tractus N. optici, *VH* Vorderhirn. Zwischen *Lp* und *GHS* liegt eine tiefe Grube. Dies ist die sogenannte Fovea limbica, welche, zwischen Lobus olfactorius und Pallium liegend, bei Säugern noch deutlicher wird und stets den Riechapparat vom Mantel trennt.

Digitized by Google

geht die Riechstrahlung von den Reptilien an zum grossen Teil zu einem gewissen Bezirk des Pallium: es bildet sich eine „Riech-

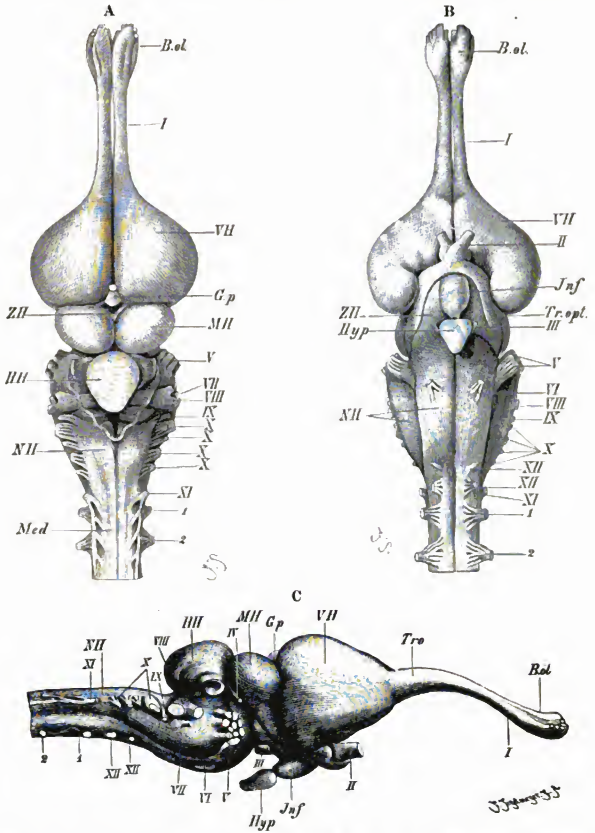


Fig. 180. Gehirn vom Alligator. A dorsale, B ventrale, C Profilansicht. *B.ol* Bulbus olfactorius, *G.p* Glandula pinealis, *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, *Inf* Infundibulum, *Med* Medulla spinalis, *MH* Mittelhirn, *NH* Nachhirn, *Tro* Tractus olfactorius, *Tr.opt* Tractus opticus, *VH* Vorderhirn, welches hinten und basalwärts einen den Tractus N. optici teilweise überlagernden Lobus hippocampi erzeugt, *ZH* Zwischenhirn, *1, 2* erster und zweiter Spinalnerv.

Digitized by Google

rinde" und an diese lagern sich dann in der Vertebraten-Reihe noch andere Centra an.

Das Kommissuren-System des Pallium cerebri ist ähnlich wie bei Amphibien, noch schwach entfaltet, doch treten neben einer Balkenanlage auch schon Spuren eines Gewölbes (Commissura fornicis) auf, welche Verbindungen des Hippocampus darstellen.

Kurz, von den Reptilien an macht sich eine wesentlich höhere Stufe der Hirnorganisation bemerklich, und das spricht sich nicht nur in der Mikrostruktur der Hemisphären, sondern auch in zahlreichen anderen Punkten, wie z. B. in der bei Hatteria, den Krokodiliern und Cheloniern viel deutlicheren Ausprägung eines Lobus hippocampi, bezw. der Ammonsformation mit dem zugehörigen Plexus chorioideus aus.

Auch darin macht sich der höhere Entwickelungstypus des Reptiliengehirnes bemerklich, dass sich die einzelnen Partien mehr übereinander türmen (Agamen und Ascalaboten, weniger stark bei Schlangen, Schildkröten und Krokodiliern). Wer mit der Anatomie des Schädels vertraut ist, wird sich alles dies gut erklären können, und ich verweise deshalb auf jenen Passus der Einleitung zum Kopfskelett, wo von einer interorbitalen Einschnürung des Schädelrohres die Rede war.

Die Lobi olfactorii können den Hemisphären direkt angelagert bleiben (Anguis, Amphisbaena, Typhlops u. a.) oder es handelt sich um einen wohl entwickelten Tractus mit endständigem Bulbus, in welchen die Filamenta olfactoria sich einsenken (Hatteria, Lacerta, Krokodile u. a.).

Das Zwischenhirn ist stets in die Tiefe gesenkt und von der Dorsalseite kaum oder gar nicht sichtbar. Dagegen entwickelt es ein deutliches Infundibulum, sowie eine Epiphyse und ein Parietalorgan.

Bei den Lacertiliern (Crassilinguier, Brevilinguier, Fissilinguier)[1]) bewahrt das Parietalorgan mehr oder weniger deutlich seinen Charakter als unpaares Sehorgan. Es liegt in dem sogenannten Scheitelloch (Foramen parietale) des Schädeldaches und steht in enger Verbindung mit der weiter nach hinten, d. h. kaudalwärts liegenden Epiphyse[2]). Der dasselbe versorgende Nerv entspringt aber unabhängig von letzterer aus dem Dach des Zwischenhirns, und zwar nach vorne, d. h. oralwärts von der Epiphysenausstülpung[3]). Das Organ hat die Form eines Bläschens, dessen dorsale Wand sich zu einer Art durchsichtiger Linse verdickt, während die übrige Blasenwand an eine mehrschichtige, pigmentierte Retina erinnert, mit welcher der mehr oder weniger rudimentäre Nerv im Zusammenhang steht. Von seiner Umgebung wird das Parietalorgan durch gefässführendes Bindegewebe abgegrenzt, und die überliegende Stelle der Dura und der Kopfhaut zeigt häufig kein Pigment, so dass eine Art von Cornea entsteht.

---

[1]) Bei Gecko, Ameiva und Teju fehlt ein Parietalorgan.

[2]) Die Zirbel zeigt oft die Tendenz, kleine Knospen abzuschnüren, die in ihrem weiteren Verhalten mit dem Parietalorgan Ähnlichkeit erlangen können („Nebenscheitelorgane").

[3]) Hinsichtlich der genetischen Beziehungen des Parietal- und des eigentlichen Pinealorgans verweise ich auf den betr. Passus in der Einleitung zum Gehirn.

Digitized by Google

Spuren einer Art von Glaskörper im Innern des Bläschens sind ebenfalls beschrieben worden.

Bei Lacerta, Anguis und Schlangen ist das Organ ungleich einfacher gebaut als bei Hatteria[1]), und dies gilt namentlich für die Struktur der Retina[2]).

Der Hirnanhang setzt sich bei Reptilien, wie überhaupt bei allen Amnioten, aus zwei Hauptabschnitten zusammen, aus einem mehr dorsal gelegenen, dem Saccus vasculosus der Anamnia entsprechenden, blutreichen und drüsenartigen Körper[3]), der aus einer Umbildung des Endstückes der oft schon erwähnten Rathke'schen Tasche hervorgeht, und aus der mehr ventralwärts liegenden Pars infundibularis, die ihren Drüsencharakter zwar bei Reptilien und Vögeln noch (in reduzierter Weise) beibehält, deren Einmündung in den Trichter aber obliteriert. Ob sich am Aufbau des Hirnanhanges bei Reptilien noch ein Rest des präoralen Darmes beteiligt, ist nicht sicher bekannt, aber nicht wahrscheinlich[4]).

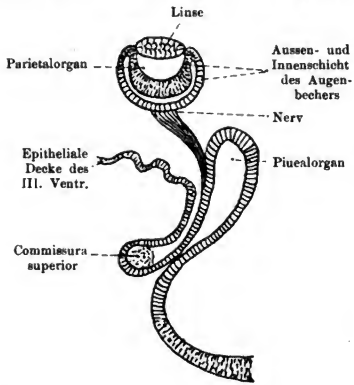


Fig. 181. Der Pinealapparat von Hatteria. Skizze. Nach Dendy. Vorne, links vom Beschauer erscheint das Parietal-, hinten, basal (rechts) das Pinealorgan. Ersteres ist das eigentliche „Parietalauge" und tritt viel früher in der Ontogenese auf als das Pinealorgan, welch letzteres dauernd mit der Hirnhöhle in Verbindung bleibt.

Die zwei Prominenzen des Mittelhirns zeigen da und dort in der

[1]) Die äussere Form des Parietalauges von Hatteria ist bei einem nicht lange vor dem Ausschlüpfen stehenden Embryo auf Sagittalschnitten länglich und stark abgeplattet, auf Querschnitten mehr rundlich. Die dem Hohlraum zuschauende Wand besteht aus einer 3—4fachen Lage von Zellen, zwischen welche sich lange Pigmentzellen einschieben. Die äussere Wandung des Auges wird durch eine Reihe dichtgedrängter Zellen gebildet, und zwischen dieser und der oben geschilderten, mehrschichtigen Zellenlage, beide völlig voneinander trennend, liegt eine nervöse Schicht, mit welcher sich der Augennerv vereinigt. Letzterer durchbohrt das Auge nicht in der Mitte, sondern am hinteren Drittel, indem er die äussere Zelllage durchsetzt, und dann wahrscheinlich mit beiden Zellschichten, der äusseren und inneren, in Verbindung tritt. — Die Augenzellen sollen mehr an Gehirnganglienzellen als an Retina-Elemente erinnern (Schauinsland).

[2]) Die Paraphysis, ein wie schon oben erwähnt, mit der Adergeflechtbildung im Zusammenhang stehendes Organ, schiebt sich im Laufe ihrer Entwickelung unter die Epiphysenausstülpung hinunter, so dass schliesslich das Scheitelauge wie auf einem Polster aufruht.

[3]) Es ist besonders deutlich bei Seeschildkröten entwickelt und fehlt bei Uromastix und Varanus.

[4]) Salvi tritt energisch für jene Beteiligung ein und weist nach, dass innige Beziehungen zwischen den von Gaupp bei gewissen Sauriern beschriebenen „Fossae late-

Reihe der Reptilien die Neigung, noch zwei hintere kleinere Höcker von sich abzuspalten, so dass hier schon die „Vierhügel" der Säugetiere angebahnt erscheinen. Vom Mittelhirn aus strahlen die Tractus optici abwärts zum Chiasma.

Das Hinterhirn zeigt in der Regel keine starke Entfaltung. Am voluminösesten ist es bei Krokodilen entwickelt und legt sich hier, wie auch anderwärts, klappenartig eine Strecke weit über die Rautengrube herüber. Im allgemeinen zeigt es demjenigen der Amphibien gegenüber nur sehr unerhebliche Fortschritte, doch kann man bereits eine mehr oder weniger verdickte Mittelpartie als Vorläufer des „Wurmes" der Vögel und Säuger und zwei lappen- oder flügelartige Seitenpartien unterscheiden. Dazu kommen wichtige, die Rinde betreffende Differenzierungen.

Das Nachhirn (Medulla oblongata) ist bei allen Reptilien durch eine deutlich ausgesprochene Krümmung charakterisiert.

Vögel.

Das Vogelhirn repräsentiert einen sehr eigenartigen Hirntypus, der schwieriger als irgend ein anderer an andere Formen anzuschliessen ist. Mit dem Gehirn der Mammalia hat es nur sehr wenige Berührungspunkte, eher lässt es sich, wenigstens in einzelnen seiner Abschnitte, an das Gehirn gewisser Reptilien (Chelonier) anschliessen. Aber immerhin muss man sagen: Kein Reptiliengehirn ist einem Vogelhirn wirklich ähnlich gebaut (L. Edinger)[1].

Bei den Vögeln beherrscht die enorme, in der Vertebratenreihe einzig dastehende Entwickelung des Stammganglions die ganze übrige Hirnanordnung völlig. Im Innern desselben findet sich eine ganze Anzahl einzelner Kerne, die bisher nur zum geringen Teil bei andern Vertebraten gefunden worden sind. In den Verbindungen der Palliumrinde nach den verschiedensten Richtungen hin lässt sich ein grosser Fortschritt den Reptilien gegenüber konstatieren (gesteigerte Intelligenz), und viele Vögel lassen ganz zweifellos bereits eine Art herdförmiger Lokalisation erkennen.

An den stattlichen Hemisphären kann man deutlich eine Pars frontalis, parietalis, temporalis und occipitalis unterscheiden, ihre Wand ist aber völlig glatt, und der Ventrikel zeigt nur eine geringe Ausdehnung. Im Zusammenhang mit der beschränkten Palliumentwickelung spielt auch der Balken nur eine untergeordnete Rolle, und der Fornix, sowie die Ammonsformation fehlen gänzlich. Die vordere Kommissur verhält sich ähnlich wie bei Reptilien.

Die Lobi olfactorii sind da, wo sie überhaupt vorkommen, nur schwach entwickelt. Das Zwischenhirn ist ganz in die Tiefe versenkt und von der Dorsalseite nicht sichtbar.

---

rales" der Hypophysenanlage und der embryonalen Prämandibularhöhle bestehen. Letztere erzeugt nämlich in kaudaler Richtung rudimentäre, entodermale Ausstülpungen gegen die ektodermale Anlage der Hypophyse, d. h. speziell gegen die Stelle derselben, an welcher gleichzeitig die obengenannten seitlichen Gruben entstehen. Jene entodermalen Ausstülpungen sollen als rudimentäre Branchialtaschen zu betrachten sein.

[1]) Über die feineren Details des Vorderhirns vergl. L. Edinger. Es sei hier nur erwähnt, dass bei den verschiedenen Vogelfamilien sehr bedeutende Differenzen in der Ausbildung des Gehirns vorkommen.

Digitized by Google

Die Glandula pinealis kann infolge der starken Volumsentfaltung des Vorderhirns ihre Lage ändern, indem sie bei manchen Vögeln nicht mehr nach vorne, sondern nach oben und etwas nach hinten gerichtet ist. Ihre Wände sind zum grössten Teil in Binde-

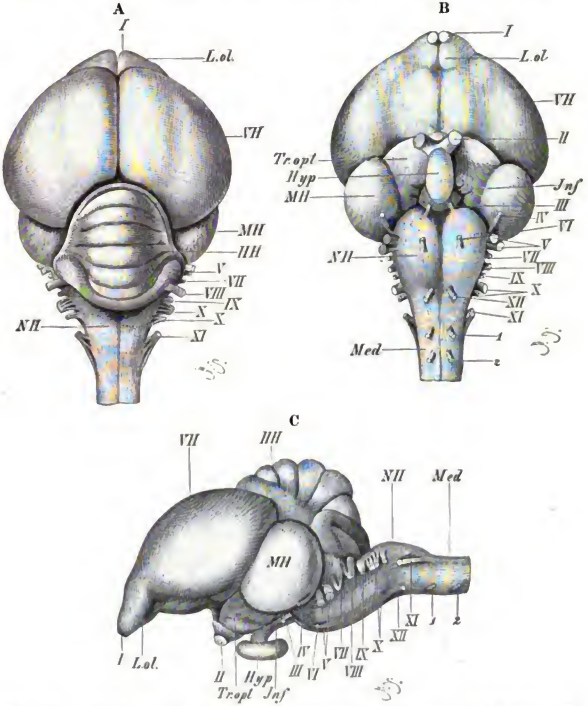


Fig. 182. Gehirn der Haustaube. A dorsale, B ventrale, C Profilansicht. *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, *Inf* Infundibulum, *L.ol* Lobus olfactorius, *MH* Mittelhirn, *Med* Medulla spinalis, *NH* Nachhirn, *Tr.opt* Tractus opticus, *VH* Vorderhirn, *1, 2* erster und zweiter Spinalnerv.

gewebe umgewandelt, doch haftet ihr distales Ende immer noch an der Dura mater. Im Innern zeigt das Organ deutlich einen epithelialen, tubulös-drüsigen Charakter, ist reichlich von fibrösem Gewebe durchwachsen und reichlich vaskularisiert. Wie überall an der Epiphysis cerebri, so kann man auch an derjenigen der Vögel eine

Digitized by Google

voluminösere distale und eine stielartig ausgezogene proximale Partie unterscheiden. Letztere sitzt dem Dache des Zwischenhirns auf, und dieses liegt mit seiner mittleren und vorderen Partie zwischen das Mittelhirn eingekeilt. Dieses ist in seinen beiden Hälften auseinander- und zugleich nach abwärts gerückt, so dass die Seitenteile, dem Chiasma der starken Sehnerven sich nähernd, in eine vom Vorder-, Hinter- und Nachhirn begrenzte Bucht zu liegen kommen. Wie bereits bei manchen Reptilien (s. oben), so lässt sich auch am Mittelhirn der Vögel eine dem hinteren Vierhügelpaar der Säuger entsprechende Partie nachweisen.

Das Hinterhirn allein bleibt in seiner vollen Ausdehnung unbedeckt und verschliesst nach rückwärts die Rautengrube. Es besteht aus einer ebenfalls schon bei Reptilien angedeuteten, starken, wurmartig gekrümmten Mittel- und aus zwei nach Form und Grösse ungemein schwankenden Seitenpartien (Flocculi). Seine Oberflächenvergrösserung, bezw. die Entfaltung seines Rindengraues, hat den Reptilien gegenüber starke Fortschritte gemacht, während das Nachhirn unter scharfer Absetzung vom Rückenmark eine bedeutende Verkürzung erfahren hat.

Die bei gewissen Reptilien schon angebahnte Übereinanderlagerung der einzelnen Hirnabschnitte ist bei Vögeln durch die gewaltige Grösse des Vorderhirnes noch viel weiter gediehen, so dass die nach hinten davon liegenden Partien zum grössten Teil überlagert werden und basalwärts rücken. Dazu kommt noch, dass entsprechend der steil aufsteigenden Schädelbasis auch die Längsachse des Gehirns eine so steile Richtung annimmt, dass sie mit der von der Schnabelspitze nach hinten gezogenen Kopflängsachse fast einen rechten Winkel bildet [1]).

Säuger.

Bei Säugern wird die bei Sauropsiden noch unvollständige Rindenzone des Vorderhirnmantels zu einem mächtigen, (unter Umständen) vielgefalteten Überzug des ganzen Gehirns. Zahlreiche Säuger besitzen übrigens noch fast glatte Hemisphären und zeigen nur wenige Furchen, wie z. B. die Rhinal- und Hippocampusfurchen, ausgeprägt. Auch die Balkenfurche kann angedeutet sein (s. später). Das embryonale Organ hat mit dem der Reptilien und Vögel grosse Ähnlichkeit, später aber gewinnt es durch den hohen Differenzierungsgrad des Mantels einen durchaus eigenartigen Charakter. Es kommt zur Ausbildung von Windungen (Gyri), Fissurae und Sulci [2]). Der Mantel überdeckt die phyletisch älteste basale

[1]) Die der Kreideperiode angehörigen, fossilen Zahnvögel, mit Hesperornis an der Spitze, besassen ein sehr kleines Gehirn, beziehungsweise sehr kleine Hemisphären. Ihr Gehirn steht demjenigen rezenter Reptilien (Alligator) ungleich näher als demjenigen irgend eines heute lebenden Vogels. Die Lobi olfactorii, welche, wie wir oben sahen, bei den rezentan Vögeln nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen, waren bei den Zahnvögeln stark ausgebildet. Die Riechnerven durchsetzen zwei Löcher, um in die Nasenhöhle zu gelangen.

[2]) Über den bei verschiedenen Säugergruppen waltenden Windungstypus (z. B. Ungulaten-, Carnivoren- und Primatentypus) vergl. die Fig. 183—186. Eine Homologie besteht nur für die Hauptfurchen, und zwar auch hier nur in sehr beschränktem Umfang; häufig ist sie überhaupt nicht durchführbar, und dies gilt namentlich für die

Digitized by Google

und mediale Zone des Vorderhirns und überlagert, nach hinten auswachsend, allmählich einen grossen Teil, oder gar, wie bei Primaten, alle weiter kaudalwärts liegenden Hirnteile. Die ursprüngliche Schluss-

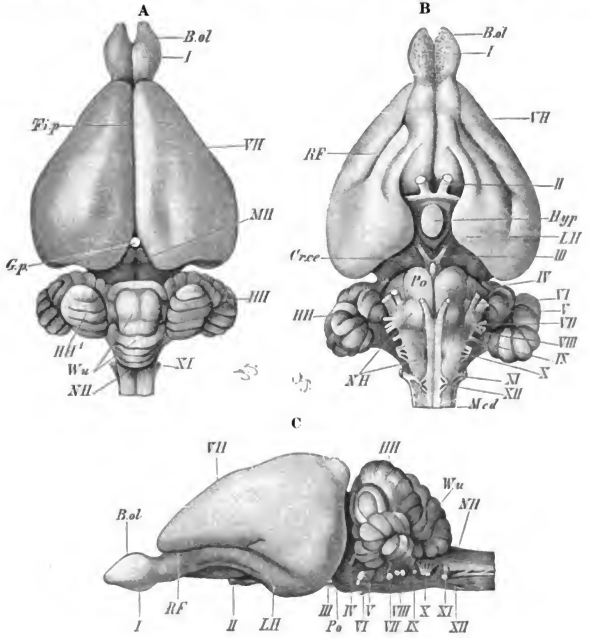


Fig. 183. Gehirn des Kaninchens. **A** dorsale, **B** ventrale, **C** Profilansicht. *B.ol* Bulbus olfactorius, aus welchem der Nervus olfactorius entspringt, *Cr.ce* Crura cerebri, *Fi.p* Fissura longitudinalis pallii (Mantelspalte), *G.p* Corpus pineale, *HH*, *HH'* Seitenteile (Hemisphären) des Hinterhirns, *Hyp* Hypophyse, *LH* Lobus hippocampi, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, *Med* Medulla spinalis, *MH* Mittelhirn, *NH* Nachhirn, *Po* Gegend der Brücke (Pons), *RF* Rhinalfurche, *VH* Vorderhirn, *Wu* mittlerer Abschnitt des Hinterhirns (Wurm).

platte des Ventrikelraumes, die Lamina terminalis, persistiert auch hier als Verbindung beider Hemisphären.

sekundären und tertiären Furchen. So schliesst sich z. B. der Windungstypus des reichgefurchten Echidna-Gehirns dem gewöhnlichen Verhalten der übrigen Säugetiere durchaus nicht an. Auch das Kleinhirn nimmt (— und dies gilt auch für Ornithorhynchus —) eine Sonderstellung ein. Im allgemeinen ist das Monotremen-Gehirn ein typisches Säugergehirn, doch zeigt es auch gewisse Anklänge an das Gehirn der Saurier.

Digitized by Google

Das Mass der Überlagerung des Kleinhirns durch die Hemisphären geht nicht gradatim mit der Stellung der Primaten je nach ihrer höheren Entwickelungsstufe. So übertreffen hierin gewisse kleine südamerikanische Affen alle übrigen Tiere und den Menschen, und was das Auffällige dabei ist, das sind die fast furchenlosen Grosshirnhemisphären (Hapalidae, Chrysothrix). Das Gehirn aller übrigen Affen hat gefurchte Hemisphären, der Windungsreichtum steht aber, abgesehen von den Anthropoiden, demjenigen vieler Carnivoren, Ungulaten und Cetaceen nach.

Bei Semnopithecus, Hylobates und endlich bei Anthropoiden bilden sich von Stufe zu Stufe die Merkmale aus, die auch das Menschenhirn charakterisieren.

Für das Zustandekommen der im Sinne einer Oberflächenvergrösserung, d. h. einer Vermehrung der Bestandteile der Hirnrinde aufzufassenden Faltung der Mantelzone fehlt bis jetzt eine vollkommen befriedigende Erklärung.

Aus der Rinde kommt eine sehr grosse Menge von Fasern, der Stabkranz. Ihre Zahl ist beim Menschen die relativ höchste, bei niederer stehenden Säugetieren eine geringe und bei manchen, wie z. B. bei den Nagern, eine sehr kleine. Ausserdem aber hat sich in der Rinde selbst ein reiches Fasernetz entwickelt, welches alle Teile derselben untereinander verknüpft. Andere mächtige Bündel durchziehen die Hemisphären, einzelne Gebiete ihres Mantels mit anderen verbindend. Auch das Kommissurensystem, der Fornix und die Ammonswindung haben sich bedeutend weiter entwickelt. Es ist zu der vorderen und hinteren Kommissur noch eine mittlere, die Thalami optici verbindende, hinzugekommen, und es ist namentlich die Mantelkommissur, der Balken, entsprechend der Ausdehnung des Mantels, bei den höheren Formen ein mächtiges, im Bereich der Lamina terminalis entstehendes, in der Richtung von vorne nach hinten auswachsendes Gebilde geworden. Der Prozess dieser Vervollkommnung vollzog sich im Laufe einer langen Phylogenese nur ganz allmählich, von Stufe zu Stufe, bis zu den Primaten hinauf.

Bei Monotremen und Marsupialiern, deren Gehirn noch auf sehr niederer Entwickelungsstufe steht, ist die vordere Kommissur, im Gegensatz zu den höheren Säugern, den Eutheria, wo sie mehr zurücktritt, mächtig entwickelt und stellt das grösste Assoziationssystem des ganzen Gehirns dar. Dazu kommt noch eine Commissura superior, welche über der Commissura anterior liegt. Diese Kommissuren verbinden beide Hemisphären miteinander. Auch das Edentaten-Gehirn nähert sich demjenigen der Marsupialier, insofern es noch einen sehr niederen Typus repräsentiert[1]).

Eine sehr primitive Organisationsstufe spricht sich auch in dem Gehirn der Nager, Insektenfresser und Fledermäusen aus, wenn sich auch, nach gewissen Richtungen hin, dem Marsupialiergehirn gegenüber, ein Fortschritt nicht verkennen lässt.

---

[1]) Die vordere Kommissur und der auf letztere phylogenetisch wahrscheinlich zurückführbare Balken verhalten sich in ihrer Ausbildung reziprok, d. h. erstere findet in der Tierreihe durch immer mächtigere Entfaltung des Balkens eine stetig weitergehende Reduktion.

Von manchen Autoren wird dem Monotremen- und Marsupialierhirn ein Balken gänzlich abgesprochen, und wahrscheinlich mit Recht.

Digitized by Google

Die Hauptbezirke der Hemisphären werden als Lobi frontales, parietales, occipitales und temporales unterschieden. Die Temporallappen ragen in der Regel mehr oder weniger weit vor, weshalb dieser Hemisphärenteil den Namen „Lappen" mit viel grösserem Recht führt, als die übrigen ebenso bezeichneten Abschnitte. Bei Primaten tritt noch ein Lobus centralis hinzu, welcher in seiner Ausbildung in einer Reihe zunimmt, welche vom Gibbon zum Orang, Chimpanse, Gorilla und Menschen führt. Es muss aber ausdrücklich betont werden, dass der einst aufgestellte Satz: „das Menschengehirn ist nur ein vergrössertes Anthropoidengehirn" durchaus keine Berechtigung besitzt, da es sich beim Menschenhirn in mancher Hinsicht um Erwerbung ganz neuer Gebiete handelt, was in erster Linie für den Lobus frontalis, temporalis und centralis gilt. Durch jene neuen Zuschüsse nehmen die betreffenden Hirnregionen an Ausdehnung zu.

Mit dem gewaltigen Auswachsen der Hemisphären differenziert sich auch der Seitenventrikel[1]) in mehrere Unterabteilungen, die man als Vorder-, Hinter- und Unterhorn bezeichnet. Letzteres erstreckt sich in den temporalen Hemisphärenabschnitt hinab, welcher dem Lobus hippocampi der Reptilien entspricht. Der in sein Lumen vorspringende, aus einer Einfaltung der medialen Hemisphärenwand in den Seitenventrikel, bezw. in das Unterhorn hervorgegangene Hippocampus zeigt sich bei Säugern ungleich besser ausgeprägt als bei niederen Vertebraten. Das Hippocampus-System steht, wie oben schon erwähnt, in sehr wichtigen Beziehungen zum Riechzentrum. Die Stelle der Einfaltung ist die Fissura hippocampi.

In engster Verbindung mit dem Hippocampus entsteht der Gyrus dentatus (Fascia dentata) und der Saum (Fimbria), welch letztere wieder zu dem Fornix in nahen Beziehungen steht.

Bulbus und Pedunculus olfactorius, Tuberculum olfactorium, Lobus piriformis, Substantia perforata anterior und Hippocampus stellen alle zusammen den zentralen Riechapparat, das sogen. Rhinencephalon, dar. Dieses wird durch die in keinem Säugetier fehlende Fissura rhinalis vom Pallium geschieden. Diese Furche steht in inniger Beziehung zu der ebenfalls konstanten Fissura splenialis, welche, dem Balken mehr oder weniger parallel ziehend, den Gyrus supracallosus dorsalwärts begrenzt. Auch die Fissura (Fossa) Sylvii kann als eine typische Furche betrachtet werden; sie liegt im Bereich der mittleren Partie der Rhinalfurche und kann bei höheren Säugetieren vom angrenzenden Pallium überwallt und so aus einer Fossa in eine Fissura verwandelt werden. Um diese Fissura Sylvii hufeisenartig herumgebogen verlaufen bei Carnivoren, Cetaceen und Ungulaten drei Windungen, die durch sogen. Bogenfurchen voneinander geschieden werden. Die oberste, an die Mantelspalte (Fissura longitudinalis) anstossende Windung heisst Gyrus marginalis. Längs der Hemisphärenseitenfläche verlaufend schneidet der Sulcus cruciatus, welcher bei den Primaten sein Homologon (S. centralis) hat, oben in die Mantelspalte ein.

[1]) Die Ventrikel sind epithelial ausgekleidet. Man spricht von Ependym. Dieses bildet ausserdem noch den Dachteil des III. und IV. Ventrikels, verstärkt durch bindegewebige, der Pia mater entstammende Schichten = Telae chorioideae, welche sich als Plexus chorioidei (Adergeflechte) in die Ventrikel fortsetzen.

Digitized by Google

Über weitere Gyri und Sulci des Primatengehirns vergl. Fig. 186.

Charakteristisch für das Affenhirn ist der den Parietal- und Occipitallappen voneinander abgrenzende Sulcus parieto-occipitalis. Er fehlt nur den lissencephalen Affen, während er beim Menschen wesentlich auf die mediale Hemisphärenfläche beschränkt und auf der lateralen meist verwischt ist.

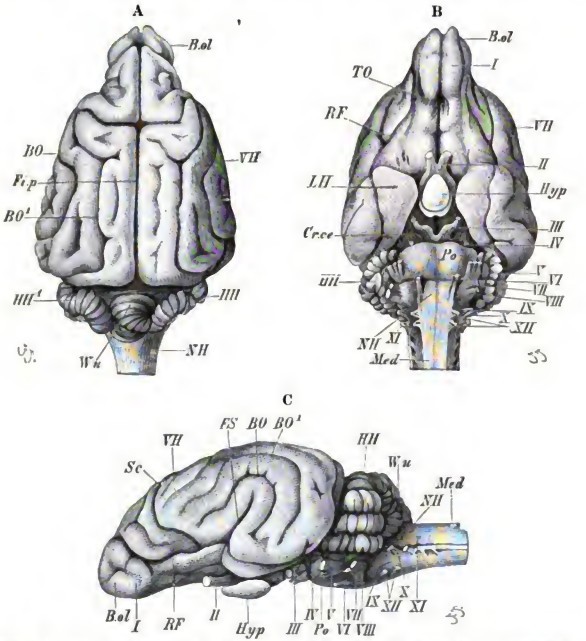


Fig. 184. Gehirn eines Hühnerhundes. **A** dorsale, **B** ventrale, **C** Profilansicht. *BO, BO¹* Bogenfurchen, *B.ol* Bulbus olfactorius, aus welchem die Filamenta olfactoria (Riechnerv) entspringen, *Cr.ce* Crura cerebri, *Fi.p* Fissura longitudinalis pallii (Mantelspalte), *FS* Fissura Sylvii, *HH, HH¹* Seitenteile (Hemisphären) des Hinterhirns, *Hyp* Hypophyse, *I—XIII* erster bis zwölfter Hirnnerv, *LH* Lobus hippocampi, *Med* Medulla spinalis, *NH* Nachhirn, *Po* Brückengegend, *RF* Rhinalfurche, *Sc* Sulcus cruciatus, *VH* Vorderhirn, *Wu* mittlerer Teil (Wurm) des Hinterhirns.

Das Stammganglion (Corpus striatum) wird von den aus dem Mantel herabkommenden Fasern umschlossen und durchbrochen (vordere Schenkel der Capsula interna der Primaten). Im Gegensatz zu dem homologen Gebilde aller unterhalb der Mammalia

Digitized by Google

stehenden Wirbeltiere tritt das Stammganglion bei Säugern mehr und mehr in die Tiefe zurück und wird schliesslich zu einem, im Vergleich mit dem übrigen Gehirn, kleinen Gebilde.

Die Lobi olfactorii überragen in der Regel mit ihren freien Enden das sekundäre Vorderhirn, oder aber sie werden von den Stirnlappen gänzlich überdeckt. Ihre Ausbildung ist je nach gut ausgebildetem oder reduziertem Riechvermögen eine sehr wechselnde, und sie können auch vollständig zurückgebildet sein. Auf Grund dieses Verhaltens unterscheidet man makro-, mikro- und anosmatische Säugetiere, von welchen im Kapitel über das Geruchsorgan noch weiter die Rede sein wird. — Die in embryonaler Zeit stets vorhandene, eine Aussackung des Seitenventrikels darstellende Höhle

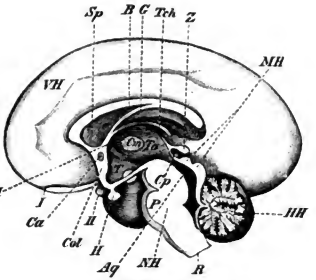


Fig. 185.

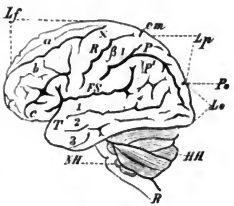


Fig. 186.

Fig. 185. Gehirn des Menschen, Medianschnitt. *B* Balken, *G* Gewölbe, welches nach vorne und abwärts in die Columellae *Col* ausläuft; vor diesen bei *Ca* die vordere Kommissur, zwischen ihnen und dem Sehhügel (*To*) das Foramen interventriculare (Monroi) *FM*, *H* Hypophyse, *HH* Hinterhirn, *I* N. olfactorius, *II* N. opticus, *MH* Mittelhirn mit dem Aquaeductus cerebri (Sylvii) *Ap*, nach vorne davon die hintere Kommissur *Cp*, *NH* Nachhirn mit Pons *P*, *R* Rückenmark, *T* Trichter (Infundibulum), *Tch* Tela chorioidea, *To* Thalamus opticus (Zwischenhirn) mit der mittleren Kommissur *Cm*, *VH* Vorderhirn, *Z* Zirbel.

Fig. 186. Hirnwindungen des Menschen, nach A. Ecker. *a*, *b*, *c* oberer, mittlerer und äusserer Gyrus frontalis, *cm* an der dorsalen Hirnfläche eben noch einschneidender Sulcus calloso-marginalis, *FS* Fossa cerebri lateralis (Sylvii), *HH* Hinterhirn, *Lf* Lobus frontalis, *Lo* Lobus occipitalis, *Lp* Lobus parietalis, *NH* Nachhirn, *Po* Parieto-occipitalfurche, *P*, *P*^{1} innere und äussere Scheitelwindung, beide durch die Interparietalfurche (*I*) voneinander getrennt, *R* Rückenmark, *T* Lobus temporalis, *X*, *β*, *I* vordere und hintere Zentralwindung, durch den Sulcus centralis (Rolandi) (*R*) voneinander getrennt, *1—3* obere, mittlere und untere Temporalwindung.

im Riechlappen kann das ganze Leben persistieren (Einhufer), oder später schwinden

Auf dem vorderen Paar der Vierhügel ruht die Zirbel (Corpus pineale), welche sich bei Säugern von ihrem ursprünglichen Verhalten sehr weit entfernt. Erstens ist sie in postembryonaler Zeit unter die Hemisphären des Vorderhirns ganz hinabgerückt, resp. von ihnen nach hinten umgelegt und so also ausser allem Kontakt mit den Schädeldecken und Hirnhüllen gesetzt; zweitens ist sie zu einem

Digitized by Google

rundlich-ovalen oder auch mehr platten, aus kompaktem, epithelialem Gewebe bestehenden und mit sogen. Hirnsand durchsetzten Säckchen umgebildet. Sie bleibt übrigens durch zwei nach vorne laufende starke Stiele die sogen. Pedunculi, mit ihrem Mutterboden, dem Zwischenhirn, d. h. den medialen Flächen der Sehhügel (Stria medullaris), verbunden. Die zwischen jenen liegende vordere Wand des ursprünglichen Zirbelschlauches ist bindegewebig umgewandelt.

Ein Parietalorgan ist bei Säugetieren nicht vorhanden.

Spuren der Lobi inferiores und des Saccus vasculosus der niederen Vertebraten lassen sich durch die ganze Reihe der Wirbeltiere hindurch bis zum Menschen hinauf nachweisen.

Das Mittelhirn (Corpus bigeminum), welches durch eine Kreuzfurche in vier Hügel zerlegt wird, stellt den niedrigen Vertebraten gegenüber, nur einen sehr kleinen Hirnabschnitt dar, wogegen das Hinterhirn (Cerebellum) kräftig ausgeprägt ist. Der von den Reptilien an sich kundgebende Zerfall desselben in einen mittleren und zwei seitliche Abschnitte tritt bei den Säugetieren noch viel stärker hervor. Jener wird hier zum sogen. Wurm (Vermis), diese dagegen repräsentieren den Flocculus und die Kleinhirnhemisphären.

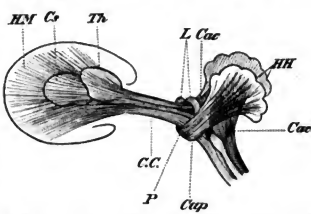


Fig. 187. Die Hauptfasersysteme des menschlichen (Säugetier-) Gehirnes, schematisch. Nach einer Zeichnung von A. Ecker. *Cac* Crura cerebelli ad Corpora bigemina, *Cacb* Crura medullae ad cerebellum, *Cap* Crura cerebelli ad pontem, *C.C.* Crura (Pedunculi) cerebri, *Cs* Corpus striatum, *HH* Hinterhirn (cerebellum), *HM* Hemisphären, *L* Lemniscus, *P* Pons, *Th* Thalamus opticus.

Zwischen dem Entwickelungsgrad des seitlichen und des mittleren Abschnittes des Cerebellum der Säugetiere besteht eine Wechselbeziehung, derart, dass, je mehr sich erstere entwickeln, desto einfacher der letztere gestaltet ist. Bezüglich der allgemeinen Charaktere des Cerebellum gehören 1. die Carnivoren, gewisse Edentaten, das Schwein und die Lemuriden, 2. die Cetaceen, Elefanten, Affen und der Mensch je in eine Gruppe zusammen. Bei der zweiten Gruppe geht eine Entfaltung der seitlichen Abschnitte mit einer Verkümmerung des Mittelstückes Hand in Hand, doch ist dies nicht so zu verstehen, dass es sich nicht um Wechselbeziehungen des gesamten Wurmes und der gesamten Hemisphären handelt, sondern nur um eine Korrelation zwischen bestimmten Unterabteilungen des Wurmes einer- und der Hemisphären andererseits. Andere Unterabteilungen stehen nicht in solchen Wechselbeziehungen (z. B. Nodulus und Uvula, welche mit dem Entwickelungsgrad des gesamten Kleinhirns gleichen Schritt halten). (Vergl. die Arbeiten von L. Bolk und Charnock Bradley).

Mit der Herausbildung der Kleinhirnhemisphären tritt aber noch eine weitere, grosse Kommissur zwischen ihnen auf, nämlich die **Brücke (Pons)**. Sie umschlingt, ventralwärts ausstrahlend, das Nach-

Digitized by Google

hirn, d. h. die Medulla oblongata, kummetartig und verhält sich in ihrer Entwickelung proportional zu der höheren oder tieferen systematischen Stellung des betreffenden Säugetieres.

Weitere Fasersysteme werden als Crura medullae ad cerebellum, Crura cerebelli ad cerebrum s. ad Corpora bigemina und als Crura cerebelli ad pontem bezeichnet (Fig. 187).

Zum Schluss sei noch einiger ausgestorbener, aus dem Eocän Nordamerikas stammender Säugetier-Geschlechter Erwähnung getan, von deren Gehirn wir uns, was die äusseren Formverhältnisse (auf Grund der vorhandenen „Steinkerne") betrifft, eine recht gute Vorstellung verschaffen können. Jene Gehirne sowohl, wie auch das

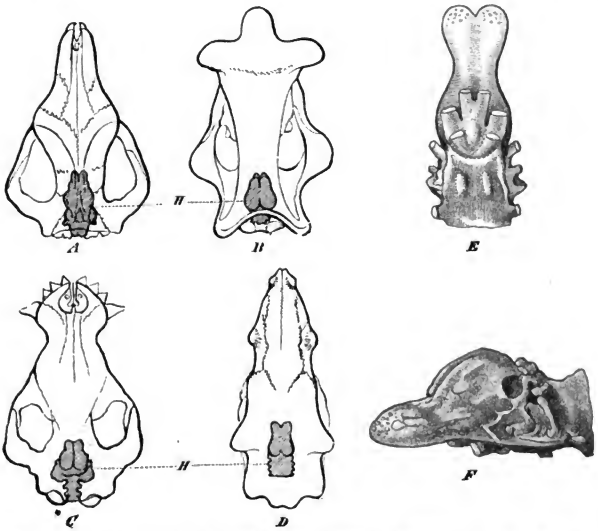


Fig. 188. Steinkerne von Gehirnen eocäner Säugetiere, nach Marsh. A Schädel mit eingezeichnetem Gehirn von Tillotherium fodiens, B von Brontotherium ingens, C von Coryphodon hamatus, D von Dinoceras mirabile, E und F ventrale und seitliche Ansicht des Gehirnes von Dinoceras mirabile.

über das Gehirn der Zahnvögel Mitgeteilte, werfen ein helles Licht auf die Stammesgeschichte des Vertebratengehirnes im allgemeinen.

Das Gehirn aller jener Geschlechter, wie in erster Linie dasjenige von Dinoceras mirabile (Fig. 188 D, E, F), ist durch die ausserordentliche Kleinheit charakterisiert, und dies gilt vor allem für das Vorderhirn. Dazu kommt, dass das Hirn von

Digitized by Google

Dinoceras mirabile eine so auffallende Ähnlichkeit mit demjenigen der Lacertilier zeigt, dass man dasselbe ohne Kenntnis des Skelettes unbedingt für ein Eidechsengehirn erklären würde. Wie klein seine Dimensionen waren, geht daraus hervor, dass man den Steinkern desselben durch den grössten Teil des Wirbelkanales frei hindurchziehen kann. Nur bei dem aus der nordamerikanischen Kreideformation stammenden, zur Gruppe der Ceratopsidae gehörigen Dinosaurier Triceratops, scheint das Gehirn im Verhältnis zum Schädel noch kleiner gewesen zu sein, als bei Dinoceras, ja es war in dieser Beziehung überhaupt das kleinste Wirbeltiergehirn. Ausserordentlich stark entwickelt waren die Riechnerven. (Über das z. T. unter dem Einfluss der Körpergrösse und der Ausbildung der Sinnesorgane stehende Hirngewicht der rezenten Säugetiere vergl. die im Literatur-Verzeichnis aufgeführte Schriften von M. Weber). (Vergl. auch die später folgenden Angaben.)

Zum Schlusse will ich noch auf gewisse wichtige Befunde aufmerksam machen, die wir G. Schwalbe verdanken, und daran noch eine Übersicht über das Hirngewicht der Mammalia anschliessen.

Wie beim Menschen, so sind auch bei vielen Säugetieren an verschiedenen Stellen der Aussenfläche des Schädels verschiedene Teile der Hirnoberfläche als Ausbuchtungen, bezw. als Rinnen, ausgeprägt. Entweder kommen dabei nur die grösseren Abteilungen des Gehirns in Betracht, wie z. B. Grosshirn und Kleinhirn („Gehirnrelief im engeren Sinne"), oder es treten auch die Windungen hervor („Windungsrelief"). Für den ersteren Fall seien erwähnt: Galeopithecus, Tupaja, Lemur, gewisse Vertreter der Marsupialier, Rodentia, Carnivoren, Platyrrhinen und Katarrhinen. Das Windungsrelief findet sich besonders schön ausgeprägt bei Carnivoren und Prosimiern. So zeigen z. B. Musteliden (Mustela, Lutra) ein nahezu vollständiges Windungsrelief an den von den Temporalmuskeln bedeckten Seitenflächen des Schädels, es kann sich aber bis zur Medianebene des Schädeldaches ausdehnen.

Alle diese Tatsachen lassen sich darauf zurückführen, dass die Form der Schädelkapsel und ihre feinere Modellierung in erster Linie durch das wachsende Gehirn bedingt wird. Ein Muskelrelief tritt erst sekundär auf der durch das Gehirn geformten Aussenfläche des Schädels auf.

Hirngewicht.

Die schwersten Gehirne rezenter Säuger finden sich bei Elephas (5430 g, Verhältnis von Hirn- und Körpergewicht = 1 : 560), Balaenoptera (6—7000 g, Verhältnis von Hirn- und Körpergewicht = 1 : 14000 — 1 : 22675) und Homo (1375—1400 g = 1 : 45 — 1 : 46). Nur die kleinsten südamerikanischen Affen mit einem geringen Körpergewicht und einem relativ sehr hohen Hirngewicht übertreffen noch das relative Hirngewicht der Menschen. Das Verhältnis stellt sich wie 1 : 17 — 1 : 20 (M. Weber).

II. Peripheres Nervensystem.

Das periphere Nervensystem vermittelt die physiologische Verbindung der Peripherie des Körpers mit dem zentralen Nervensystem

Digitized by Google

in zentripetaler **(sensible Nerven)** und zentrifugaler Richtung **(motorische Nerven)**.

Ihrer Lage nach unterscheidet man zwei Hauptgruppen von peripheren Nerven, nämlich **spinale** und **zerebrale**, d. h. solche, welche im Bereich des Rückenmarks, und solche, welche im Bereich des Gehirnes liegen. Eine zwischen beiden liegende Übergangsgruppe bezeichnet man als spinooccipitale Nerven. Die spinalen Nerven stellen leichter zu verstehende, sozusagen einfachere Bildungen dar und zeigen eine auf die dorsale und ventrale Seite des Rückenmarks gleichmässig verteilte Anordnung, insofern man in jedem Körpersegment je ein oberes (dorsales) und ein unteres (ventrales) Paar unterscheiden kann. Ersteres besteht im wesentlichen aus sensiblen, letzteres aus motorischen Fasern.

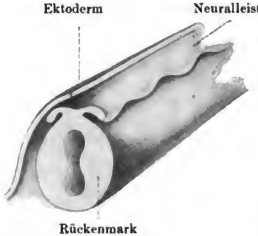


Fig. 189. Neuralleiste mit den sich differenzierenden Spinalganglien. Nach J. S. Kingsley.

Im Wurzelgebiet jedes dorsalen sensiblen Spinalnervenpaares liegt ein **Spinalganglion**; ein solches fehlt den ventralen, motorischen Wurzeln[1]).

Die ventralen, in der Hauptsache zum grossen Seitenrumpfmuskel und zu dessen Abkömmlingen gehenden Spinalnervenwurzeln bilden sich als direkte Auswüchse des Rückenmarkes, während die dorsalen Nervenwurzeln ihren Ursprung von den Spinalganglien nehmen und von diesen, ihren Zentren und Ausgangspunkten aus, erst in das Rückenmark einwachsen. Die Spinalganglien selbst differenzieren sich aus einer Art von Leiste („Neuralleiste"), welche an der Stelle auftritt, wo sich das Ektoderm in die Neuralrinne umschlägt (Fig. 189).

Die Spinalganglien enthalten auch noch die sogenannten durchtretenden Fasern, welche zum Teil, d. h. soweit sie mit weiter peripher gelegenen Ganglienzellen (des Sympathikus?) zusammenhängen, wohl auch sensibler Natur sein mögen, zum Teil aber gehen sie aus zentralen Ganglienzellen des ventro-lateralen Bezirkes des Rückenmarkes hervor und durchsetzen dann die Spinalganglien, ohne mit diesen in physiologischem Konnex zu stehen. Es handelt sich dabei um motorische Nerven, welche wahrscheinlich zu der den Seitenplatten entstammenden Muskulatur der Gefässe und Eingeweide, aber nicht zur Skelettmuskulatur gehen.

Am distalen Ende jedes Spinalganglions treten beide Nervenwurzeln zusammen, allein vieles spricht dafür, dass die Vorfahren der heutigen Wirbeltiere getrennte dorsale und ventrale Nerven besessen haben müssen, wie dies bei Amphioxus und den Petromyzonten heute noch der Fall ist, und wie sich dies auch bei den Gehirnnerven dauernd erhalten hat.

[1]) In embryonaler Zeit treten da und dort, wie z. B. bei gewissen Selachiern und bei Acipenser, auch im Bereich der motorischen Wurzeln vorübergehend sehr stattliche Spinalganglien auf.

Digitized by Google

Von jenem Vereinigungspunkt an teilt sich der gemeinsame Stamm wieder in einen dorsalen, ventralen und intestinalen Zweig. Ersterer geht zur Muskulatur und zur Haut des Rückens, der ventrale versorgt die seitlichen und ventralen Körperwände, der

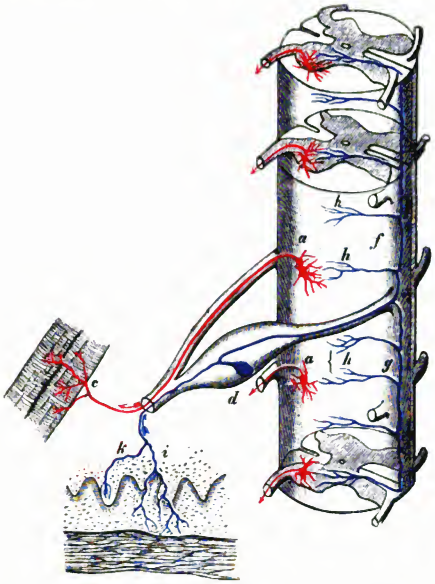


Fig. 190. Schematische Darstellung des Ursprungs, Verlaufs und der Endigung der motorischen und sensibeln Fasern, sowie der Beziehungen der sensibeln Kollateralen zu den Ursprungsstellen der vorderen Wurzeln. Nach M. v. Lenhossék. Das Rückenmark ist durchsichtig dargestellt. Aus den motorischen Vorderhornzellen (*a*) entspringen die Fasern der vorderen Wurzel (*b*), deren Endigung an den quergestreiften Muskelfasern in Form kleiner Endbäumchen (*c*) dargestellt ist. In dem im Verhältnis zum Rückenmark sehr stark vergrössert dargestellten Spinalganglion (*d*) ist nur eine einzige Ganglienzelle wiedergegeben, deren zentraler Fortsatz als Hinterwurzelfaser in das Mark eindringt, sich bei *e* gabelig in die aufsteigende (*f*) und absteigende (*g*) Stammfaser teilt, die oben und unten, nach Einbiegung in die graue Substanz, frei endigt und unterwegs mehrere Kollateralen (*h*) abgibt. Der periphere Fortsatz der Spinalganglienzelle strebt als peripherische sensible Faser zur Haut, wo seine Endigung teils als nackte Endarborisation in der Epidermis (*i*), teils als Aufknäuelung in einem Corpusculum tactus (Meissner'schen Körperchen) (*k*) zur Ansicht gebracht ist.

intestinale dagegen geht Verbindungen mit jenem Nervensystem ein, das wir oben als sympathisches Nervensystem bezeichnet haben.

Digitized by Google

Rückenmarksnerven.

Während die dorsalen und ventralen Nerven im allgemeinen in einer und derselben Querebene liegen, findet bei Amphioxus[1]) den Cyklostomen, Selachiern und Dipnoërn insofern eine Abweichung von dieser Regel statt, als sich mit einer asymmetrischen Verschiebung der Somiten ein alternierendes Verhalten der Nervenaustritte zwischen rechts und links herausbildet, so dass immer ein vorderes Paar mit einem hinteren abwechselt. Auch bei Ganoiden trifft man noch seitliche Verschiebungen der Nervenwurzeln.

Während bei Fischen bezüglich der Nervenaustritte (durch die Interkalarstücke, durch die Bogen, oder zwischen denselben) die allermannigfachsten Variationen vorkommen, treten die Spinalnerven von den Amphibien an in der Regel jederseits zwischen den Bogen durch die Foramina intervertebralia hervor.

In ihrem ursprünglichen, indifferenten Verhalten haben wir uns die Spinalnerven so vorzustellen, dass sie sich in streng metamerer Anordnung und gleichmässigem Entwickelungsgrad am Körper verbreiten. Im Bereich der Gliedmassenanlagen gabelt sich der einwachsende Nerv und umgreift die im Innern der Extremität entstehende Hartsubstanz mit einem ventralen und einem dorsalen Ast (Beugenerv und Strecknerv). Indem sich dann das einwachsende Myotom in eine ventrale und dorsale Portion spaltet, werden die zugehörigen Spinalnervenäste in die Extremität in entsprechenden Lageverhältnissen nachgezogen. Infolgedessen schickt schliesslich jeder Spinalnerv, bezw. eine Gruppe von solchen, zwei Zweige zur freien Extremität, welche zum Skelett dorsal, resp. ventral situiert sind. Dies ist das ursprüngliche, auf die Primäräste der Spinalnerven abzielende Verhalten. Nun gibt es aber auch einwuchernde Myotome, welche jene topographischen Verhältnisse nicht aufweisen, und diese werden von Bolk als „Grenzmyotome", und speziell an der vorderen Extremität als ulnare und radiale Rand-Myotome bezeichnet. Sie wuchern um den Rand des Blastems herum, bilden ein ununterbrochenes Ganzes und verhindern so die Ausbildung, oder doch wenigstens eine scharfe Trennung eines ventralen und dorsalen Spinalnervenastes.

In den Gliedmassen tritt in der Regel eine grössere Anzahl von Spinalnerven zu Geflechten, zu **Plexusbildungen** zusammen,

[1]) Bei Amphioxus alternieren die Nerven nicht nur zwischen rechts und links, sondern ein dorsaler wechselt auch stets mit einem ventralen ab, so dass ein dorsaler Nerv rechts auf denselben Querschnitt fällt mit einem ventralen links. Die beiden vordersten Nerven, die man als „Hirnnerven" bezeichnet, sind nicht verschoben.

Die dorsalen Nerven des Amphioxus sind gemischter Natur, und dasselbe gilt auch für die entsprechenden Nerven der Petromyzonten, sowie für einen grossen Teil der Gehirnnerven der Kranioten. Offenbar handelt es sich in allen diesen Fällen um sehr primitive Verhältnisse, und die Annahme liegt nahe, dass sowohl die spinalen als die cerebralen Nerven bei allen Protovertebraten gemischten Charakters waren, und dass dorsale und ventrale Wurzeln ursprünglich gänzlich getrennt verliefen. Jedem Metamer muss ein solches Nervenpaar zugekommen sein. Der dorsale Stamm versorgte die Hautsinnesorgane und die Muskulatur der Seitenplatte, der ventrale aber das betreffende Muskelsegment. Es bestand wohl eine mehr oder weniger vollkommene Korrespondenz zwischen Branchio- und Mesomerie.

Bezüglich des genauen Verhaltens des peripheren Nervensystems des Amphioxus verweise ich auf die übersichtliche Darstellung von J. B. Johnston.

Digitized by Google

die man ihrer Lage nach als **Pl. cervicalis, brachialis, lumbalis** und **sacralis** bezeichnet. Die Zahl der diese Plexus komponierenden Nerven weist auf die an ihrem Aufbau beteiligten Körpersegmente, d. h. auf ihren polymeren Ursprung zurück [1]) (vergl. das Gliedmassenskelett). Die Stärke der Nerven steht gewöhnlich in gerader Proportion zur Entwickelung und Differenzierung der Extremitäten-Muskulatur, doch kann hier auf eine spezielle Schilderung nicht eingegangen werden, und es sei nur das Allernötigste bemerkt.

Im Gegensatz zu den Fischen, deren verhältnismässig noch wenig ausgesprochene Plexusbildungen sich ihrer grossen Variationsbreite wegen unter keinen einheitlichen Gesichtspunkt bringen lassen, tritt von den Amphibien an durch die ganze Tierreihe hindurch eine typische Gruppierung der Äste des mächtiger sich entfaltenden Plexus cervico-brachialis und des Plexus lumbo-sacralis auf, die sich aber im allgemeinen auf Grund der oben erwähnten Gabelbildung auf ein System ventraler und dorsaler Nervenstämme zurückführen lässt.

An dem erst bei den Sauropsiden vom Plexus cervicalis schärfer sich differenzierenden Plexus brachialis unterscheidet man:

1. Nn. thoracici superiores (N. dorsalis scapulae und N. thoracicus lateralis der menschlichen Anatomie);
2. Nn. thoracici inferiores (N. subclavius, Nn. thoracici anteriores);
3. Nn. brachiales ventrales s. anteriores (N. medianus mit dem N. musculo-cutaneus, N. ulnaris, N. cutaneus medius und internus);
4. Nn. brachiales dorsales s. posteriores (Nn. subscapulares, N. axillaris und radialis).

Der Plexus lumbalis und sacralis zeigen im allgemeinen, zumal bei Säugern, viel grössere Schwankungen als der Plexus brachialis. Die grösseren, aus jenen Plexus entspringenden Nerven werden als Obturatorius, Cruralis, sowie als Ischiadicus und Pudendus beschrieben. Der Ischiadicus zerfällt an der freien Extremität in einen N. tibialis und N. fibularis. Die zahlreichen individuellen Schwankungen, wie sie z. B. beim Plexus lumbo-sacralis des Menschen zu beobachten sind, beruhen auf dem Umstand, dass der Beckengürtel bis jetzt eine ungleich weniger fixierte Lage gewonnen hat als der Schultergürtel, insofern er immer noch proximalwärts eine Verschiebung erfährt [2]).

[1]) Ein weiterer hochwichtiger Faktor für das Zustandekommen der Plexusbildungen sind die teils phylogenetisch, teils ontogenetisch erfolgenden Verschiebungen der Extremitätengürtel am Rumpfe. Dadurch gelangen die Extremitäten in den Bereich immer weiter nach hinten, bezw. nach vorne gelegener Rumpfsegmente, resp. Myomeren und assimilieren die denselben zugehörigen Spinalnerven. Gleichzeitig scheiden dann andere Nerven aus dem Verband der Extremitäten wieder aus. Demzufolge wird es sich im Bereich der vorderen wie der hinteren Gliedmassen in der ganzen Wirbeltierreihe um Übergangsgebiete zwischen den Extremitäten und den angrenzenden Rumpfnerven handeln. Ich erinnere nur an die oberen und unteren Interkostal-Nerven beim Menschen und deren wechselnde Beziehungen zum Plexus brachialis, resp. lumbalis (vergl. die Einleitung zum Gliedmassen-Skelett).

[2]) Bei Tieren, welche der Extremitäten schon lange verlustig gegangen sind, ist auch in der Regel jede Spur der betreffenden Plexusbildungen verschwunden. Dies gilt z. B. für die Schleichenlurche und den hinteren Rumpfabschnitt von Siren, lacertina. Schlangen dagegen besitzen noch einen aus zwei bis drei Nerven gebildeten

Digitized by Google

2. Gehirnnerven.

Man kann im allgemeinen folgende zwölf Hirnnervenpaare unterscheiden:

N. olfactorius . . .	I	Paar.
„ opticus	II	
„ oculomotorius . .	III	
„ trochlearis . . .	IV	
„ trigeminus . . .	V	
„ abducens	VI	
„ facialis	VII	
„ acusticus	VIII	
„ glossopharyngeus	IX	
„ vagus	X	
„ accessorius(Willisii)	XI	
„ hypoglossus . .	XII	

Der N. olfactorius und der N. opticus nehmen hinsichtlich ihrer Genese, die, wie früher schon gezeigt wurde, aufs engste an gewisse Ausstülpungsvorgänge des sekundären und primären Vorderhirns geknüpft ist, eine Sonderstellung ein. Ich sehe deshalb vorderhand von einer weiteren Schilderung derselben ab und verweise auf das Kapitel über das Gehirn, das Geruchs- und Sehorgan.

Vielleicht ist hier der passendste Ort, um eines sensiblen Hirnnerven zu gedenken, welcher von meinem ehemaligen Schüler, Felix Pinkus, zuerst bei Protopterus entdeckt und dann später von Sewertzoff auch bei Ceratodus aufgefunden und Nervus praeopticus genannt worden ist. Diese Benennung erachte ich nicht für zweckmässig, weil man damit unwillkürlich den Gedanken an eine zu dem Sehakt in Beziehung stehende Funktion verbinden könnte. W. A. Locy, welcher denselben Nerven später bei 20 Selachier-Genera nachwies, schlägt dafür den Namen „Nervus terminalis“ vor.

In allen Fällen seines Auftretens liegt das zentrale Ende des Nerven im Bereich der medialen Septalzone der beiden Hemisphären (Lamina terminalis), und zwar meist an der ventralen Seite derselben, rostral von der Abgangsstelle des N. opticus (Protopterus, Ceratodus, viele Selachier).

In anderen Fällen (Selachier) handelt es sich um eine dorsale oder wenigstens annähernd dorsale Lage. In seinem weiteren Lauf wendet sich der mit einem oder zwei Ganglien versehene Nerv zwischen den beiden Hemisphären-Vorderenden nach vorne und lateralwärts, überkreuzt den Lobus olfactorius und endet schliesslich im lateralen Bezirk der Riechschleimhaut des Nasensackes (Fig. 191, **A** und **B**). Trotz seiner nahen Lageverhältnisse zum Riechnerven

---

Plexus brachialis, welcher auf den einstigen Besitz von vorderen Extremitäten hinweist und an den Plexus brachialis der Schleichen erinnert.

Ähnlich verhält es sich auch mit der hinteren Extremität der Schlangen, von der aber, ihres konservativen Charakters wegen, zuweilen nicht nur der Plexus nervosus, sondern auch noch Muskeln und Skelettreste erhalten geblieben sind. Die allmähliche Verlängerung des Rumpfes muss als das Kausalmoment der Reduktion der Gliedmassen angesehen werden. Falls von der vorderen und hinteren Extremität nichts mehr erhalten ist als der Plexus, bezw. dessen Reste, so versorgen letztere die Hautmuskulatur.

Digitized by Google

geht er zu letzterem keine Beziehungen ein, sondern bewahrt in seinem ganzen Verlauf seine individuelle Selbständigkeit und hat mit den Glomeruli des Riechnerven nichts zu schaffen, d. h. er tritt mit diesen nicht in Verbindung.

In der Ontogenese erscheint er früher als der Riechnerv und liegt zuerst auf der Höhe der Dorsalfläche des primären Vorderhirns, jederseits vom Neuroporus (W. A. Locy). Beziehungen zur Neuralleiste scheinen zu bestehen, doch ist nichts Sicheres darüber bekannt. Auch seine letzten Ausbreitungen in der Riechschleimhaut sind noch nicht ermittelt.

Alles in allem erwogen lässt sich nur sagen, dass der N. terminalis, welcher auch bei Amia nachgewiesen worden ist, einen rudimentären Charakter besitzt und wohl als ein Rest aus uralter Zeit zu betrachten ist.

Die übrigen Hirnnerven bieten bezüglich ihrer Entwickelung mit den Spinalnerven viele Vergleichungspunkte, und diese treten namentlich bei niederen Vertebraten in prägnantester Weise zutage. Der

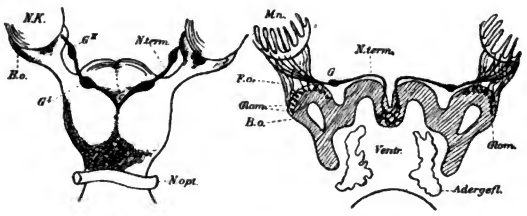


Fig. 191. A Das Telencephalon von Mustelus laevis von der Ventralseite. B Das Telencephalon von Squalus Acanthias. Horizontalschnitt. Nach W. A. Locy. *Adergefl.* Adergeflecht, *B.o.* Bulbus olfactorius, *F.o.* Filamenta olfactoria, *G* Ganglion (Acanthias), *G.I*, *G.II* erstes und zweites Ganglion (Mustelus), *Glom.* Glomeruli, *M.n.* Mucosa nasalis, *N.K.* Nasenkapsel, *N.opt.* N. opticus, *N.term.* N. terminalis mit seinem Ganglion *G—G II*, *Ventr.* Ventrikel des Telencephalon.

III., VI. und der XII. Nerv entstehen ähnlich wie die motorischen Spinalwurzeln, d. h. als direkte, in der Vorwärtsverlängerung der Vorderhornzone des Rückenmarks gelegene, ventrale Auswüchse des Zentralorganes. Auch der vierte Hirnnerv scheint hinsichtlich der ventralen Lage seines zentralen Kernes zu dieser Gruppe zu gehören, allein sein dorsaler Ursprung, sowie sein Verhalten bei niederen Vertebraten weist auf sekundär erworbene Veränderungen, bezw. Verschiebungen hin[1]).

[1]) Ursprünglich gehörte nämlich der Trochlearis wahrscheinlich zum Trigeminus, von dem er sich bei Selachiern z. B. erst während der Ontogenese emanzipiert, und ein ähnliches Verfahren zum Trigeminus-System besteht auch seitens des Oculomotorius. Mit anderen Worten: diese beiden Augenmuskelnerven sowie auch der zum Facialis in Beziehung stehende, ursprünglich wohl polymere, d. h. zwei Kopfsegmenten entsprechende N. abducens sind als Überbleibsel von primitiven Gehirnnerven zu betrachten, die ursprünglich gemischter Natur waren. Darauf weist u. a. auch der Umstand hin, dass der

Digitized by Google

Der V., der VII (zum Teil), der VIII., IX. und X. Hirnnerv entspringen dorso-lateralwärts am Gehirn und erinnern dadurch an die dorsalen Spinalwurzeln des Rückenmarkes, allein sie entwickeln sich in topographischer Beziehung nicht so, wie dies (abgesehen von Amphioxus und Petromyzon) bei allen übrigen Vertebraten der Fall ist, d. h. zwischen den betr. Somiten, sondern innerhalb derselben. Dazu kommt, dass sie während ihrer weiteren Entwickelung eine Lageverschiebung erfahren und basalwärts herabrücken.

Wie die dorsalen Spinalnerven, so entstehen auch die eben genannten Kopfnerven aus einer Nerven- oder Ganglienleiste, allein dieselbe stellt nicht etwa eine Vorwärtsverlängerung derjenigen des Rückenmarkes (s. dieses) dar, d. h. beide Leisten gehen nicht einfach ineinander über, sondern es sind zwei Ganglienleisten zu unterscheiden: die des Kopfes und die des Rumpfes. Dieselben laufen streckenweise nebeneinander her, und jede endigt für sich. Die des Rumpfes, welche dorsal-lateral liegt, reicht rostralwärts bis in die Querebene des kaudalen Endes der Gehörgrube; die ab origine medianwärts liegende Ganglienleiste des Kopfes erstreckt sich in eine bis jetzt noch nicht mit Sicherheit zu bestimmende Gegend des Rumpfgebietes hinein. Aus den engen Lagebeziehungen, bezw. aus den später erfolgenden Überkreuzungen und Durchbrechungen beider Ganglienleisten resultieren für die Entwickelung der auf die Occipitalregion entfallenden Nervengebiete äusserst komplizierte Verhältnisse, auf die ich hier im einzelnen nicht näher eingehen kann. — Es sei nur betont, dass die Kopfganglienleiste zu typischer Entwickelung nur unter der Voraussetzung und in dem Umfange gelangen kann, als es ihr gelingt, die Spinalganglienanlage zu vernichten und die zugehörigen Somiten bis auf relativ unbedeutende Reste zu beseitigen. In den gleichen Metameren schliessen sich also die beiden Nerven-Kategorien (d. h. Viszeralbogennerven einer- und Spinalnerven andererseits) geradezu aus, d. h. beide können nie gleichzeitig an den betreffenden Stellen funktionsfähig vereinigt gewesen sein[1]).

Trochlearis und wahrscheinlich auch der Abducens bei Anamnia neben den allerdings weitaus vorschlagenden motorischen auch noch sensible Elemente führen können.

Jedenfalls also handelt es sich um sehr starke Veränderungen, welche im Laufe der Phylogenese in dem in den Bereich dieser Nerven fallenden Kopfbezirk vor sich gegangen sein müssen, so dass häufig genug die ursprünglich sich deckende Mesomerie, d. h. die Metamerie der Mesodermsegmente, sowie die Neuromerie des Kopfes eine Störung erfährt und nicht mehr in voller Klarheit hervortritt. Relativ am deutlichsten prägt sie sich noch während der Ontogenese des Selachierkopfes (z. B. bei Acanthias) aus.

[1]) Diese bedeutsamen Tatsachen, deren Feststellung A. Froriep zu verdanken ist, werfen, wie der genannte Autor bemerkt, auch ein Licht auf das Kopfproblem im allgemeinen, d. h. sie geben dem Gedanken Raum, dass der Kopf der kranioten Wirbeltiere aus zwei differenten, sekundär verschmelzenden Bestandteilen, einem kiemenbogentragenden „cerebralen“ und einem aus Urwirbeln bestehenden „spinalen“ Abschnitt entstanden ist. Beide Abschnitte schieben sich ineinander, und aus der Zusammendrängung der betreffenden Organkomplexe auf einen engeren Raum resultiert sowohl eine Einbusse an Kiemenbogen als eine solche an Urwirbeln. „Denn in dem Konkurrenzkampfe der beiderlei Nervenkomplexe erweist sich die Ganglienleiste des Kopfes als die kräftigere, welche in festem, zielsicherem Vorgehen, wenn auch schliesslich nicht ohne eigene Verluste eine lange Reihe von Rumpfgliedern und eine noch längere von spinalen Ganglien niederwirft und der Vernichtung entgegenführt“ (Froriep).

Digitized by Google

Nach dieser Abschweifung wenden wir uns wieder zur Entwickelung des V, VII, VIII, IX und X Hirnnerven zurück und konstatieren zunächst, dass aus jener Kopfganglienleiste gewisse Ganglien hervorgehen, nämlich das Ganglion semilunare (V), G. geniculi (VII), G. petrosum (IX) und G. jugulare (X). Wie bei den Spinalganglien, so entspringen auch aus den Ganglien der Kopfnervenleiste sensible, zentripetal leitende Fasern und wachsen in das Gehirn, worin sie ihre „Endkerne" finden, ein.

Wenn nun also trotz der verschiedenen Ganglienleiste eine gewisse Übereinstimmung im Bildungsmodus der betreffenden Hirnnerven und der dorsalen Rückenmarksnerven nicht in Abrede zu stellen ist, so gibt es doch andererseits gewisse Unterschiede, welche sowohl das physiologische als auch das genetische Verhalten betreffen. Erstens sind nämlich der V., VII., IX. und X. Nerv gemischten Charakters, d. h. sie führen nicht nur sensible, sondern auch motorische Elemente und erinnern so an das primitive Verhalten, wie es sich auch in den oben erwähnten dorsalen Spinalwurzeln des Amphioxus und der Petromyzonten, sowie in den sogenannten durchtretenden Fasern ausspricht[1]).

Ein weiterer wichtiger Punkt ist der, dass sich an der Anlage der gemischten Hirnnerven ausser den schon besprochenen Haupt- oder Spinalganglien auch noch gewisse gangliöse Wucherungszonen des ektodermalen Epithels („Plakoden") beteiligen. Diese ektodermalen Zuschüsse, welche man als „Nebenganglien" (A. Dohrn) bezeichnen kann, und die also von Hause aus eine ganz andere Kategorie nervöser Bildungen, als die Spinalganglien, repräsentieren, lassen sich in zwei, seitlich am Kopf auftretende Reihen, eine dorso-laterale und in eine etwas tiefer, oberhalb der Kiementaschen, hinziehende unterscheiden. Die erstere nennt man die

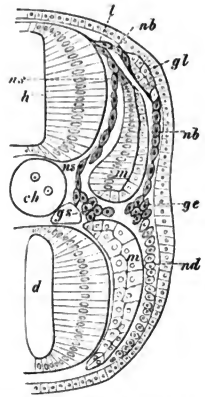


Fig. 192. Entwickelung der dorsalen Kopfnerven und ihrer Ganglien bei Ammocoetes. Nach C. v. Kupffer. *ch* Chorda, *d* Darm, *ge* Ganglion epibranchiale (ventrale oder epibranchiale Plakode), *gl* Ganglion laterale vagi (laterale Plakode), *gs* Ganglion sympathicum, *h* Hinterhirn, *l* Wurzelleiste, d. h. Anlage des eigentlichen Spinalganglions, bezw. des Ursprungs des spinalen (dorsalen) und branchialen Nerven „dorsale Primärganglien" (v. Kupffer), *m* Mesoderm, *nb* Branchialnerv, *nd* subepidermoidale Schicht, welche ein Derivat der Epidermis ist, und welche Beziehungen hat zur Entwickelung des peripheren Teiles des Branchialnerven, *ns* dorsaler Spinalnerv.

[1]) Während also bei den Spinalnerven der gemischte Nervenstamm durch die Vereinigung des sensiblen und motorischen Nerven ausserhalb des Zentralorgans gebildet wird, und erst danach das sympathische Ganglion entsteht, findet besagte Vereinigung bei den Gehirnnerven höchstwahrscheinlich schon innerhalb des Zentralorganes statt und tritt der dorsale Gehirnnerv direkt als gemischter Nerv aus dem Zentralorgan (Selachier). — Verhält sich dies so, so wird nicht nur die für die dorsalen Hirnnerven geltende Abweichung vom Bell'schen Gesetz begreiflich, sondern es wird auch das Fehlen besonderer sympathischer Ganglien im Kopf der Selachier verständlich. Die dorsalen Hirnnerven, bereits innerhalb des Gehirns aus motorischen und sensiblen Ele-

Digitized by Google

Reihe der lateralen, die zweite die der ventralen oder epibranchialen Ganglien. Beide Reihen stehen in ihrer ursprünglichen, oberflächlichen Lage sowohl untereinander als auch mit dem Zentralorgan durch Zellstränge in Verbindung[1]), — Summa summarum: beim Aufbau der genannten Kopfnerven — und auch der N. acusticus gehört dazu — handelt es sich um eine Wechselwirkung zentrogener, (aus der Ganglienleiste des Kopfes stammender s. medialer) und dermatogener, d. h. peripherer oder lateraler Bauelemente der betreffenden Ganglien.

Da nun, wie bereits betont wurde, der V., VII., IX. und X. Nerv gemischter Natur sind, so ist wohl die Annahme erlaubt, dass die motorischen Fasern erst sekundär vom Gehirn aus- und in die primären gangliösen Nervenanlagen einwachsen. Es handelt sich dabei um die obere Kernreihe („Seitenkernzone des Rückenmarkes") jenes bandartigen, motorischen Rückenmarkkernes[2]), welcher sich vom Halsmark an spaltet und in zwei langgezogenen Parallelkernen auf das Gehirn fortsetzt. Aus der unteren (ventralen) Kernreihe, welche in der Achsenverlängerung der Vorderhornzone des Rückenmarkes liegt, entspringen, wie oben schon erwähnt, der Oculomotorius, Trochlearis, Abducens und Hypoglossus.

Es muss nun wieder hier daran erinnert werden, dass der Kopf aus einer Summe von Metameren sich aufbaut, und auf Grund davon wird es als ein erstrebenswertes Endziel zu betrachten sein, soweit als möglich festzustellen, zu welchen Metameren im einzelnen die verschiedenen Kopfnerven gehören. Was hierüber einigermassen als sicher ausgemacht gelten kann, findet sich in folgender Liste zusammengestellt, welcher im wesentlichen die Verhältnisse der Selachier zugrunde gelegt sind (vergl. J. W. van Wijhe).

Übersichtliche Darstellung der segmentalen Verbreitung der Hirnnerven mit Zugrundelegung der Kopfmetameren[3]).

Metamer I	Ventrale Äste	Dorsale Äste
(M. rectus sup. inf., internus und Obliquus inferior.)	Oculomotorius (III)	Ram. ophthalmicus profundus des Trigeminus (V) mit dem Ganglion ciliare.

menten zusammengesetzt, besitzen durch das oben erwähnte Verhalten schon bei ihrem Austritt aus dem Zentralorgan das Vermögen sympathische Nervenfasern bilden zu können. [Man denke z. B. an die Versorgung der Gland. thymus, der Pharyngeal-Schleimhaut und der Kiemenarterien durch die obengenannten Nerven!] — (vergl. den N. sympathicus)

[1]) Dass diesen Ganglien die Bedeutung von Anlagen primitiver, ins „laterale Nervensystem" gehöriger Sinnesorgane zukommt, die bei einer genaueren Kenntnis der Urgeschichte des Wirbeltierkopfes einst eine grosse Rolle zu spielen berufen sein werden, liegt auf der Hand, doch müssen darüber noch weitere Untersuchungen angestellt werden.

[2]) Auch der Kopfteil des N. accessorius liegt in der oberen Kernreihe.

[3]) Bei dem ersten und zweiten Metamer kommen das prämandibulare, resp. mandibulare Kopfsegment der Selachier-Embryonen in Betracht, welche man ihrer ganzen An-

Digitized by Google

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY
OF
CALIFORNIA

Digitized by Google

Digitized by Google

	Ventrale Äste	Dorsale Äste
Metamer II (Obliquus sup.)	Trochlearis (IV)	Trigeminus (V) nach Abzug des Ram. ophthalmicus profundus.
Metamer III (Rectus externus.)	Abducens (VI)	Facialis (VII) und Acusticus (VIII) mit ihren zugehörigen Ganglien.
Metamer IV (Früh abortiv werdende Muskeln.)	fehlt	
Metamer V (Früh abortiv werdende Muskeln.)	fehlt	Glossopharyngeus (IX) mit seinem Ganglion.

Fig. 193. **A** und **B**. Verteilung der Kopfnerven bei wasserlebenden (**A**) und terrestrischen (**B**) Wirbeltieren. Die Ganglien cerebro-spinaler Natur sind auf beiden Figuren, diejenigen des sympathischen Systems aber nur auf Figur 193, **B** eingezeichnet.

Erklärung der Farben.

Weiss: Nn. olfactorius (*I*), opticus (*II*), oculomotorius (*III*), trochlearis (*IV*), abducens (*VI*), portio minor (motoria) des Trigeminus (*P. m. V*), Nn. spino-occipitales s. kraniale Spinalnerven, welche ventral vom Vagus austreten (*So, So, So*), Nn. cervicalis *I* und *II* mit dorsaler (*Id, IId*) und ventraler (*IVr, IIv*) Wurzel. Dieselben können z. T. in der Bahn des Hypoglossus verlaufen. N. hypoglossus mit dorsaler (*XIId*) und ventraler (*XII, v*) Wurzel.

Schwarz: N. trigeminus. Ganglion semilunare (Gasseri) (*GG*), Ramus ophthalmicus profundus der wasserlebenden Tiere (*Oph. prof. V*), kleinere Äste (*R. m. V*), worunter eventuell ein Ramus ophthalmicus superficialis Trigemini, R. ophthalmicus (*Oph. V*) = *I*. Ast des Trigeminus terrestrischer Wirbeltiere, R. maxillaris (*Max. V*) = *II*. Ast des Trigeminus, R. mandibularis (*Mand. V*) = *III*. Ast des Trigeminus, in dessen Bahn die motorische Portion (*P. m. V*) teilweise verläuft, Mandibularer — bezw. mentaler — (*Ma. Ment.*) —, Lingualer (*Ling. V*) Zweig des *III*. Trigeminus. Für den Mylohyoideus und den vorderen Bauch des Biventer bestimmte Zweige (*My*), R. auricularis superficialis (*Au*), Ganglion ciliare (†), Ganglion spheno-palatinum (††), Ganglion oticum (*), Ganglion submaxillare (**).

Rot: Nervensystem der Seitenorgane (Nervenhügel) des Kopfes und Rumpfes wasserlebender Vertebraten, sowie der Nervus acusticus (*VIII*) rot (schraffiert). Zentrales Ursprungsgebiet dieser Nerven (*Centr.*), Ophthal-

---

lage nach mit den Körper-Somiten nur schwer, und nach der Ansicht gewisser Autoren, überhaupt nicht homologisieren kann, denn es handelt sich dabei um Derivate der Seitenplatte und um daraus hervorgehende Viszeralbogen-Muskeln. Auch der M. rectus externus oculi soll nach A. Dohrn in seinem wesentlichsten Teil aus dem Mandibularsegment hervorgehen. In diesem Kopfgebiet müssen sich im Laufe der Stammesgeschichte vielfache, tiefgreifende Veränderungen (Funktionswechsel) abgespielt haben. Nach Sewertzoff's Untersuchungen an Torpedo-Embryonen würde die Reihe der echten Kopfsomiten erst hinter dem mandibularen Segment beginnen. Ihre Zahl soll nicht weniger als elf (I—XI) betragen. Die drei vorderen derselben gehören zur prootischen, die acht übrigen zur metotischen Region. I und II ergeben den M. rectus externus des Auges (N. abducens). Die Somiten III, IV, V, VI verkümmern; das VII., VIII., IX., X. und XI. Somit stehen zum Anfang der Myotome der Occipitalregion in Beziehung. Die Somiten III—IX besitzen keine Nerven von spinalem Typus. Die aus dem X. und XI. entstehenden Myotome werden von motorischen Spinalnerven, den kranialen Wurzeln des Hypoglossus, welche später verkümmern, innerviert.

Digitized by Google

micus superficialis des Facialis (*Oph. sup. VII*) mit seinem Ganglion (*Gos*), Buccalis des Facialis (*Bucc. VII*) mit seinem Ganglion (*Gb*). Mandibularis externus mit seinem vorderen (*Mand. ext. + VII*) und hinteren Ast (*Mand. ext. + + VII*) sowie mit seinem Ganglion (*Gm*). Anastomose (*Co. lat*) mit dem Ramus lateralis Vagi (*Lat. X*) bei Dipnoërn. Ganglion (*G. lat.*) des R. lateralis. R. supratemporalis des R. lateralis Vagi (*Supt.*).

Hellgrün: Sensible Portion des N. facialis mit dem Ganglion geniculi (*Ge*). Zwischen diesem und dem Ganglion semilunare (Gasseri) können Verbindungen bestehen, welche auf Fig. A angedeutet sind. R. palatinus bezw. N. petrosus superficialis major des Facialis (*Pal. VII* und *Pet.*), Chorda tympani (*Ch. ty.*) Radix sensitiva (Portio intermedia) des Facialis (*R s VII*).

Dunkelgrün: Motorische Portion des N. facialis mit der Radix motoria (*R m, VII*) und dem hyo-mandibularen Hauptstamm des Nerven (*Hy. Ma. VII*). Muskelzweige (*M, M*). Der für die mimische Muskulatur der Primaten bestimmte Plexus (*Mim.*).

Gelb: Vagus-Gruppe. Glossopharyngeus (*IX*) mit seinem Ganglion, seinem Ramus prae- und posttrematicus (*pr, po*), dem zum R. palatinus des Facialis ziehenden R. tympanicus s. Jakobsonii (*Pal IX, Jak.*) und lingualis (*Ling. IX*). R. pharyngeus (*Phar. IX*). N. Vagus (*X*) mit mehrfacher Wurzel, wovon jede mit einem Ganglion versehen ist. Rami prae- und posttrematici (*pr* und *po*). Eingeweide-Ast des Vagus (*Int. X*) mit seinen Zweigen (*R R.R.*). N. accessorius (*XI*).

Sonstige Bezeichnungen.

Cav. nas. Nasenhöhle.
A Auge.
Pal. Quad. Palato-Quadratum.
Md Mandibula.
Z Zunge.
S Spritzloch.
Oh Ohr.
I — V Erste bis fünfte Kiementasche.

Augenmuskelnerven.

Die Augenmuskelnerven, d. h. der Oculomotorius, Trochlearis und Abducens, versorgen die den Bulbus oculi bewegenden Muskeln, wie ich dies in der oben aufgestellten Liste über die metamerische Verteilung der Kopfnerven näher präzisiert habe.

Der **N. oculomotorius,** welcher den M. rectus superior, inferior, internus, sowie den M. obliquus inferior versorgt, entspringt am Boden des Mittelhirns und stellt wahrscheinlich die ventrale Wurzel des Ramus ophthalmicus profundus trigemini dar (vergl. die Liste über die Verteilung der Kopfnerven). Er steht in allernächster Beziehung zum Ganglion ciliare, welches in seinen Verlauf eingeschaltet und durch ihn erregbar ist. Gleichwohl gehört das Ganglion zum sympathischen System und gerät erst sekundär in den Bereich des III. Hirnnerven. Die aus ihm wieder austretenden Okulomotorius-Fasern gehen zu den Ciliar- und Iris-Muskeln des Auges[1]).

Der für den M. obliquus superior bestimmte **Trochlearis**[2]) tritt, wie schon erwähnt, trotzdem dass sein Kern ventral, d. h. in

[1]) Über das Ganglion ciliare sind bei Anamnia und Sauropsiden erneute Untersuchungen nötig. Es handelt sich, wie es scheint, um zwei verschiedene Ganglien, die nicht immer mit wünschenswerter Deutlichkeit in ihrer Doppelnatur erkannt und auseinander gehalten wurden. Das eine verschmilzt bei Säugern schon während der Ontogenese mit dem Ganglion Gasseri, das andere ist das G. ciliare.

[2]) Der in seinem Wesen noch sehr dunkle N. trochlearis kreuzt sich, im Gegensatz zu dem N. oculomotorius und N. abducens, bevor er an der Dorsalkante des Gehirns hervorbricht, dorsal von der Zentralhöhle des letzteren mit seinem

Digitized by Google

direkter Verlängerung der Kerngruppe des N. oculomotorius liegt, dorsalwärts an der hinteren Peripherie des Mittelhirns aus und nimmt dadurch allen anderen Hirnnerven gegenüber eine Ausnahmestellung ein. Ob er nicht nur motorische, sondern auch sensible Fasern führt, welch letztere bei Fischen und Amphibien zur Bindehaut des Auges und der Dura mater gelangen sollen, ist noch nicht sicher ausgemacht. Auch der **Abducens**, der stets weit hinten, am Boden der Medulla oblongata, hervortritt, enthält, wie ebenfalls bereits mitgeteilt wurde, bei den Anamnia wahrscheinlich gemischte Fasern. Er versorgt den M. rectus externus, den Retractor bulbi und den Muskelapparat der Nickhaut bei Sauropsiden. Seine Stammesgeschichte ist dunkel.

Bei Anuren verbindet sich der Abducens aufs innigste mit dem Ganglion semilunare (Gasseri), d. h. er durchsetzt dasselbe.

Trigeminus.

Der Trigeminus ist einer der stärksten Hirnnerven. Er entspringt ventro-lateral vom vorderen Teil der Medulla oblongata, bezw. (bei Säugern) von der Brücke mit einer mächtigen sensiblen und einer kleineren (ventralen) motorischen Wurzel. Er besitzt ein im Bereich der sensiblen Wurzel liegendes intra- oder extrakraniales Ganglion und teilt sich dann bei Fischen in zwei Hauptstämme, einen R. ophthalmicus, an welchem man eine Portio superficialis und eine Portio profunda unterscheidet, und in einen R. maxillomandibularis. Bei den meisten terrestrischen Vertebraten entspringen der Maxillaris und Mandibularis als getrennte Nerven. Auf Grund dieser drei charakteristischen Äste, die man als I (Ophthalmicus) II (Maxillaris) und III (Mandibularis) zählt, hat der Nerv seinen Namen „Trigeminus" erhalten. Er verlässt den Schädelraum bald durch ein, bald durch zwei oder drei getrennte Öffnungen.

Der oberflächliche Zweig des Ophthalmicus ist in der Regel bei Fischen[1]) und Dipnoërn deutlich ausgeprägt. Bei Amphibien ist

---

Gegenstück (Chiasma trochleare), so dass die Fasern des rechten N. trochlearis zum linken Musc. obliquus superior und die des linken Nerven zum rechten Muskel gelangen. Auf welche Ursachen diese „Austrittskreuzung" (Fürbringer) zurückzuführen ist, ist schwer zu sagen. Fürbringer ist der Ansicht, dass sie durch periphere Ursachen bedingt oder genauer: dass sie auf eine antimere Überwanderung der uralten, einst im Dienste des Parietalauges befindlichen Muskulatur zurückzuführen sei. Dies ist natürlich eine reine Hypothese, die sich durch keine ontogenetischen Tatsachen stützen lässt, die aber immerhin eine gewisse Wahrscheinlichkeit besitzt, denn die Annahme, dass mit dem einstmals besser entwickelten Parietalauge ein dorsales Muskelpaar im Verband gestanden habe, ist a priori nicht von der Hand zu weisen. Jene Muskulatur wäre dann vom Stammvater des N. trochlearis versorgt gewesen, und als dann im Laufe der Zeiten jenes primordiale Auge verkümmerte, irrte die betr. Muskulatur, welche, wie auch andere auf die Medianlinie des Körpers gerichtete Muskeln, die Tendenz besass, über diese hinweg in das antimere Gebiet überzugreifen, auf die ursprünglich benachbart liegenden lateralen Augen ab und wurde unter stetiger Weiterentwickelung derselben als M. obliquus superior in deren Dienst gestellt. Gleichzeitig wurde aus benachbarten Myomeren das Material für die übrigen Augenmuskeln hergezogen (Gebiet des N. oculomotorius und abducens).

[1]) Bei manchen Fischen und den höheren Formen können beide Ophthalmicus-Äste zu einem Stamm vereinigt sein. Über die speziellen Verhältnisse bei Selachiern, Ganoiden und Teleostiern vergl. Phelps-Allis. Bezüglich der Amphibien verweise ich auf die Arbeiten von E. Gaupp und L. Drüner.

Digitized by Google

er noch nicht in wünschenswerter Klarheit festgestellt[1]). Er läuft dorsal vom Bulbus oculi nach vorne, kreuzt sich mit dem später zu erwähnenden R. ophthalmicus superficialis des Facialis und kann mit ihm auch Verbindungen eingehen, die erst sekundär erworben wurden. Seine (freien) Endigungen liegen in der Haut nach vorne von der Orbita und oberhalb derselben. Mit Nervenhügeln hat er nichts zu schaffen.

Der R. profundus trigemini zieht unter dem M. rectus superior und internus sowie dem M. obliquus superior oculi nach vorne und versorgt die Haut des Vorderkopfes (Schnauze), die Conjunctiva, die Lider, die Tränendrüse und die Schleimhaut der Nase. Er steht in Verbindung mit dem Ganglion ciliare, von dem oben bereits die Rede war.

Der gesamte I. Trigeminus (N. ophthalmicus) ist in allen seinen Zweigen rein sensibel, und dieses gilt auch für den II. Trigeminus (N. maxillaris), in dessen Bereich ein Ganglion (G. sphenopalatinum) liegt, welches sympathischer Natur ist, und das eine Verbindung mit dem Facialis besitzt. Der II. Trigeminus oder R. maxillaris verläuft am Boden der Orbita basalwärts vom Bulbus oculi, versorgt daselbst die Glandula lacrimalis und Harderiana, die Conjunctiva, die Schleimhaut der Nasenhöhle, und das Gaumendach. Darauf gelangt er zum Oberkiefer, innerviert die Zähne und bricht als R. infraorbitalis hervor, um die Haut in der Oberkiefer- und Wangengegend, die Schnauze und Oberlippe zu versorgen.

Der III. Trigeminus (N. mandibularis) ist gemischter Natur. Er innerviert mit seiner Portio motoria, die den Charakter eines viszeralen Nerven besitzt, gewisse Kiefermuskeln, wie den bei Selachiern am Palatoquadratum sich ansetzenden M. levator maxillae superioris, welcher zusammen mit dem M. intermandibularis (vergl. die Fussnote 2) als ein Teil des Constrictor superficialis V aufgefasst wird, ferner den M. adductor mandibulae der Selachier, aus welchem die Kaumuskeln, M. temporalis, masseter und pterygoideus hervorgehen, sowie den grösseren Teil des zwischen beiden Unterkieferhälften sich erstreckenden Muskelgebietes[2]). Bei höheren Formen endlich (Säuger) kommt noch der im Bereich des weichen Gaumens liegende M. tensor veli palatini[3]), sowie der Spanner des Trommelfells M. tensor tympani in Betracht. Bezüglich weiterer, in das Gebiet der Portio motoria des III. Trigeminus fallender, phylogenetisch auf die Kiefermuskulatur zurückführbarer Muskeln, verweise ich auf die Muskeln des Bulbus oculi.

Die sensible Portion verläuft entlang der Unterkieferspange und zerfällt in zwei grosse Zweige, einen R. lingualis und einen R. mandibularis im engeren Sinne. Ersterer, welcher den Anamnia und auch den Sauropsiden in Form eines besonderen, wohl dife-

[1]) Vielleicht entspricht er dem R. frontalis der Säuger.

[2]) Dieses Gebiet, für welches enge Beziehungen zwischen dem N. trigeminus und N. facialis bestehen, entspricht dem M. mylohyoideus und dem vorderen Bauch des Biventer der Säuger.

[3]) Die übrigen Muskeln des weichen Gaumens, nämlich die Mm. levator veli palatini, azygos uvulae, palato-pharyngeus und palatoglossus erhalten ihre Innervation aus der Vagusgruppe.

Digitized by Google

ferenzierten Zweiges noch fehlt, gelangt zur Schleimhaut des Mundes und zur Zunge, die er sensibel macht und der er auch mittelst der sogenannten Chorda tympani Geschmacksfasern zuführt (vergl. den Facialis).

Der R. mandibularis s. s. kann den Kanal des Unterkiefers durchsetzen, versorgt daselbst die Zähne sowie die Mundschleimhaut und verbreitet sich dann mehr oder weniger reichlich in der Haut der Unter-Kiefer-Kinn-Gegend und der Unterlippe.

Bei Säugetieren zieht ein dritter, schwächerer Zweig des III. Trigeminus vor dem Ohr zur Schläfengegend empor und versorgt die angrenzenden Hautgebiete und die Ohrmuschel.

Im Bereich der Portio sensitiva des III. Trigeminus existieren zwei zum sympathischen System gehörige Ganglien, das eine (Ganglion oticum) liegt dicht unterhalb der Austrittsstelle des Nerven aus der Schädelhöhle, das andere (Ganglion submaxillare) an der Stelle des R. lingualis, wo dieser sich zur Zunge emporkrümmt. Das Ganglion oticum steht in Verbindung mit dem IX. Hirnnerven. Ob auch dem Ganglion linguale Glossopharyngeusfasern, welche aus dem N. petrosus superficialis minor der Chorda tympani zugeführt werden sollen, zukommen, ist zweifelhaft. Vielleicht gehören die betreffenden Geschmacksfasern ab origine dem Facialis an.

Die von A. Brauer festgestellte Tatsache, dass bei Gymnophionen das Ganglion ophthalmicum sich, wie ein Sinnesorgan, nur aus der Epidermis, das Ganglion maxillo-mandibulare aber, wie ein Spinalganglion, nur aus der Ganglienleiste entwickelt, weist mit Sicherheit auf die ursprüngliche Doppelnatur des Trigeminus zurück. Die beiden Teile, aus denen er sich aufbaut, müssen also einst unabhängig voneinander gewesen sein, so dass man in den zahlreichen Fällen (Cyklostomen, gewisse Selachier, Holocephalen, einige Ganoiden, Hatteria etc.), wo die beiden Ganglien völlig getrennt bleiben, das primitive Verhalten vor sich hat. Ihre Verschmelzung zum Ganglion Gasseri wäre also als ein sekundärer Vorgang aufzufassen.

Auf Grund jener wichtigen Beobachtung erscheint es angezeigt, die Angaben früherer Autoren, nach welchen sich an der Bildung beider Trigeminusganglien sowohl die Epidermis als auch die Ganglienleiste beteiligen sollen, nachzuprüfen, denn es ist kaum anzunehmen, dass in einem so wichtigen Punkt Differenzen in der Genese bestehen sollten.

Facialis.

Der Facialis ist ein gemischter Nerv, der bei wasserlebenden und terrestrischen Wirbeltieren ein sehr verschiedenes Verhalten erkennen lässt. Bei Fischen, Dipnoërn und wasserlebenden Urodelen kann er an seinem Ursprung zwei deutlich getrennte Ganglien, resp. Gangliensysteme besitzen, von welchen das eine zur sensorischen, das andere zur gemischten, aus sensiblen und motorischen Zweigen bestehenden Portion in Beziehung steht.

Digitized by Google

Dies gilt z. B. für die Selachier, Dipnoër und für wasserlebende Urodelen, resp. Urodelenlarven (die ursprünglichsten viscero-branchialen Kopfnerven- und Kopfgefässe-Verhältnisse finden sich bei Amblystoma). Cyklostomen und sehr viele Teleostier (Perca, Cottus, Trigla, Salmo, Esox).

Bei anderen Fischen (Chimaera, Polypterus, Lepidosteus, Gadiden u. a.), vor allem aber bei ungeschwänzten Amphibien, geht der Facialis mit dem Trigeminus so enge Lagebeziehungen, bezw. Verwachsungen ein, dass die betreffenden Ganglien zu einem Ganglion verschmelzen[1]). Mit anderen Worten: es werden die Elemente der ursprünglichen Facialisganglien vom Ganglion semilunare (Gasseri) mehr oder weniger aber auch völlig assimiliert, so dass man das ursprüngliche Verhalten zum Teil nur noch ontogenetisch, bezw. während der Larvenmetamorphose (Amphibien) nachweisen kann. In solchen Fällen gelingt es nur schwer, über die oft sehr verwickelten Beziehungen zwischen beiden Nervengebieten Aufschluss zu erhalten.

Ein weiteres Ganglion des N. facialis persistiert bei allen Vertebraten und heisst Ganglion geniculi.

Der Facialis besteht bei wasserlebenden Wirbeltieren aus folgenden Unterabteilungen:

I. Aus einem System[2]), welches die spezifischen Hautsinnesorgane des Kopfes versorgt, und an welchem man folgende Zweige unterscheiden kann:

a) einen R. ophthalmicus superficialis[3]) welcher parallel und in naher Lagebeziehung mit dem gleichnamigen Trigeminuszweig verläuft. Er endigt in der Nasenhöhle;

b) einen R. buccalis, welcher das infraorbitale Seitenkanalsystem und den basalen Teil der Schnauze versorgt. Er ist stets in Verbindung mit dem ihm sehr nahe liegenden R. maxillaris des Trigeminus, welch letzterer ihm gegenüber bei wasserlebenden Tieren an Volum in der Regel zurücktritt. Zwischen beiden besteht ein reziprokes Verhalten.

In der Nähe seines Ursprungs entsendet der R. buccalis des Facialis einen R. oticus.

c) einen R. mandibularis externus, welcher für die Seitenorgane der Unterkiefer-, Spritzloch- und Hyoidgegend bestimmt, und welcher von dem später zu betrachtenden hyomandibularen Facialis-Gebiet angeschlossen ist. Er spaltet sich in wechselnder Höhe in einen R. anterior und posterior. Zwischen dem R. mandibularis externus und

[1]) Auch die zentralen Ursprungsgebiete des sensiblen Trigeminus, Facialis und Akustikus liegen sehr nahe zusammen.

[2]) Dasselbe Ursprungsgebiet haben auch der Acusticus, sowie der sogen. R. lateralis glossopharyngei et vagi, so dass alle diese Nerven, von welchen jeder ursprünglich sein eigenes Ganglion besass, morphologisch in ein und dasselbe uralte Sinnesnervensystem, d. h. in das Acustico-Lateral-Nervensystem hineingehören. Alle beruhen auf einer spezifischen Organisation der Medulla oblongata und entstehen zusamt den von ihnen versorgten Sinnesorganen von der äusseren Haut (Ektoderm) her.

[3]) Dieser Ast kann sich (Chimaera) mit dem R. ophthalmicus profundus trigemini so enge verbinden, dass es den Anschein gewinnt, als würden die betreffenden Hautsinnesorgane von dem letzteren versorgt.

Digitized by Google

dem R. mandibularis trigemini können zahlreiche Verbindungen existieren.

II. Aus einem R. palatinus[1]), welcher mit dem R. maxillaris trigemini Verbindungen eingehen kann und an der Gaumenschleimhaut dahin zieht, und zweitens aus der Chorda tympani. Dieser Nerv, welcher einem R. posttrematicus der Kiemenbogen-Nerven entspricht[2]), verläuft dicht an der medialen Seite des Unterkiefers und begibt sich dann zur Rachen- bezw. Mundschleimhaut. (Vorderer Bezirk des Mundhöhlenbodens[3]).

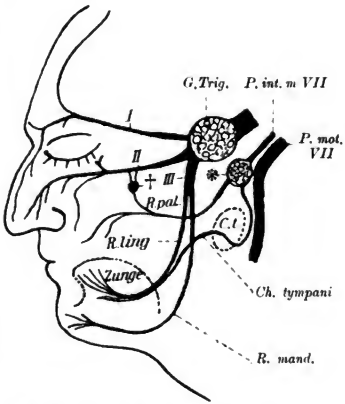


Fig. 194. Das Verhalten der Portio intermedia des N. facialis beim Menschen. Schema, mit Zugrundelegung einer Abbildung von A. F. Dixon. *I, II, III* erster, zweiter und dritter Ast des Trigeminus, * Ganglion geniculi des Facialis, † Ganglion sphenopalatinum im Bereich des II. Trigeminus-Astes, *Ch. tympani* Chorda tympani, *C. t.* Andeutung des Cavum tympani, *G* Ganglion trigemini s. Gasseri, *P. int. m VII* Portio intermedia (sensoria) des Facialis, *P. mot VII* Portio motoria (hyomandibularis) des Facialis, *R. ling.* Ramus lingualis des III. Trigeminus, *R. mand.* Ramus mandibularis desselben, *R. pal.* Ramus palatinus (N. petrosus superficialis major) des Facialis.
Die Portio motoria trigemini III ist nicht dargestellt.

Beide Nerven, welche der „Portio intermedia" der Säugetiere entsprechen, stehen in engsten Ursprungsbeziehungen zum Ganglion geniculi und liegen bei Fischen vor dem Spritzloch, also präspirakular; von den Amphibien an schliesst sich die Chorda tympani der postspirakularen Hauptportion des Facialis, von der gleich wieder die Rede sein wird, an.

III. Aus einer hyomandibularen Hauptportion, welche, wie schon erwähnt, postspirakular liegt und die als der eigentliche Nerv des Zungenbeinbogens anzusehen ist. Das

[1]) Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der mit den viszeralen, resp. pharyngealen Zweigen des IX. und X. Hirnnerven parallelisierbare R. palatinus des Facialis der Anamnia dem N. petrosus superficialis major der Säugetiere entspricht. Dieser, ein reiner Schleimhautnerv, führt in der ganzen Vertebratenreihe keine motorischen Fasern des Facialis zum Ganglion sphenopalatinum, und ebensowenig gelangen auf dieser Bahn sensible Fasern zum Facialis. Der N. petr. superf. maj. ist einfach der Rest der sensorischen Portion des Facialis der Anamnia. — Dass die betr. Muskeln am Gaumen, die von dem N. petr. superf. major versorgt werden sollen, höchst wahrscheinlich vom Vagus aus innerviert werden, habe ich oben schon angedeutet.

[2]) Als Ramus praetrematicus ist ein unbedeutendes Ästchen des R. palatinus VII anzusehen, welches vor der 1. Schlundspalte verläuft.

[3]) Die Chorda tympani (N. alveolaris des Facialis) verläuft bei Selachiern, Ganoiden und Perennibranchiaten nicht in einem Knochenkanal des Unterkiefers,

Digitized by Google

Spritzloch wird also von Nr. II und III des Facialis von oben her gabelig umgriffen, ein Verhalten, welchem wir auch beim IX. und X. Hirnnerven hinsichtlich der betr. Kiementaschen wieder begegnen werden.

Die mit einer ventralen Wurzel entspringende und in seinem Lauf zunächst dem Hyoidbogen folgende[1]) hyomandibulare Hauptportion (Truncus hyomandibularis) besteht nach Abzug der schon erwähnten Mandibularis externus-Elemente im wesentlichen aus motorischen Fasern, welche zu viszeralen Muskeln sich begeben (Mm. constrictor superficialis, depressor mandibulae, intermandibularis posterior zum Teil (= Vorläufer des hinteren Digastricusbauches höherer Formen), hyomandibularis, Muskeln des Kiemendeckels etc.) (vergl. die Kopfmuskulatur).

Die wenigen sensiblen Zweige versorgen die Schleimhaut des Spritzloches, die vordere Pharynxwand, den Mundhöhlenboden und die Haut der Mandibulargegend.

Von den Amphibien[2]) und Reptilien an bahnen sich die für die Säugetiere, wie speziell für die Primaten, so charakteristischen Verhältnisse der Facialismuskulatur an, welche endlich dazu führen, dass das Hauptkontingent des motorischen, dem branchialen Facialisgebiet der Fische und Amphibien entstammenden Facialisgebietes in den Dienst der dem hyoidealen Bezirk zugehörigen, mimischen Muskulatur tritt. Die komplizierten Geflechtbildungen aber treten phylogenetisch erst spät in die Erscheinung, und auch in gewissen Embryonalstadien des Menschen fehlen dieselben noch vollkommen. Ausser den mimischen Muskeln werden bei den Säugern noch das Platysma, der M. stylohyoideus, der hintere Bauch des Biventer und der M. stapedius vom Facialis versorgt.

Um noch einmal auf den Sinnesnerven-Anteil des Facialis bei den Anamnia zurückzukommen, so ist zu bemerken, dass jenes ganze Nervengebiet mit der Aufgabe des Wasserlebens und dem Schwund der betreffenden Hautsinnesorgane, d. h. mit der Vollendung der Larvenmetamorphose, einem nahezu gänzlichen Schwund anheimfällt, so dass also, wie ein Vergleich der beiden Figuren 193 A und B

sondern medial neben dem Unterkiefer, dorsal vom M. intermandibularis posterior und anterior. Bei den übrigen Urodelen sowie bei den Reptilien wird die Chorda tympani in den Unterkieferknochen aufgenommen. Bei Anuren verläuft sie ventral von dem obengenannten Muskel und schickt durch ihn hindurch viele Äste zur Mundschleimhaut.

[1]) In manchen Fällen kreuzt der Truncus hyomandibularis den oberen Rand des Hyomandibulare, oder er durchbohrt dasselbe, oder er liegt vor ihm; kurz er steht in den allerverschiedensten, nach den einzelnen Fischgruppen variierenden Lagebeziehungen zu dem genannten Skelett-Teil.

[2]) Bei den Amphibien, zumal bei den Urodelen, bestehen, wie ich dies bereits bei Schilderung der Kopfmuskeln betont habe, und wie dies auch nicht anders zu erwarten ist, in der Larvenperiode, bezw. bei Perennibranchiaten, hinsichtlich der branchialen Muskulatur, wie z. B der Mm. levatores arcuum, der Kiemenbüschelmuskeln und des M. cerato-hyoideus externus noch wesentlich andere, kompliziertere Verhältnisse als nach der Metamorphose. Auf Grund dessen erfährt mit dem teils gänzlichen Schwund, bezw. mit der Umbildung zahlreicher Muskeln und Muskelgruppen selbstverständlich auch die Innervation eine tiefgreifende Veränderung, und diese erstreckt sich, wie ich gleichfalls vorgreifend bemerken will, nicht allein auf das Facialisgebiet, sondern auch auf das Gebiet der Vagusgruppe. Summa summarum: von der unvermischten Facialismuskulatur bleibt bei den Salamandriden nach der Metamorphose nichts mehr übrig, während bei den Derotremen beträchtliche Teile derselben erhalten bleiben.

Digitized by Google

beweist, der Facialis der terrestrischen Tiere eine beträchtliche Beschränkung erfährt. Jenem verbleiben somit nur noch der R. palatinus, die Chorda tympani und der Truncus hyomandibularis.

Dass die Chorda tympani von den Reptilien an ganz andere Lageverhältnisse eingeht, d. h. dass sie in ganz charakteristische topographische Beziehungen zum schallleitenden Apparat tritt, bezw. in die Paukenhöhle hineingerät, habe ich in dem vom Säugetierschädel handelnden Kapitel bereits erörtert.

Den Vögeln fehlt die Chorda tympani und wird funktionell durch den N. glossopharyngeus ersetzt.

Acusticus.

Dieser kräftige, an seinem Ursprung mit einem Ganglion versehene Nerv entspringt in engem Konnex mit dem Facialis und fällt mit der Portio sensoria des letzteren unter einen und denselben genetischen Gesichtspunkt, insofern die Annahme sehr nahe liegt, dass das Gehörorgan aus einem modifizierten Abschnitt der Seitenorgane hervorgegangen ist. Bald nach seinem Ursprung teilt er sich in einen R. cochlearis und in einen R. vestibularis, von welchen ersterer zu der Lagena, resp. Cochlea, letzterer zu den übrigen Abschnitten der inneren Teile des Gehörorganes geht.

Vagusgruppe.

Zu der, gemischte, d. h. motorische und sensible[1]) Elemente führenden Vagusgruppe rechnet man den Glossopharyngeus (IX), den Vagus (X) und den Accessorius (XI). Alle diese Nerven stehen in sehr nahen Beziehungen zueinander und können, insofern sich in ihrem Bereich weniger zahlreiche phylogenetische Umgestaltungen des Kopfes vollzogen haben, leichter unter einen einheitlichen Gesichtspunkt gebracht werden als die bisher betrachteten Hirnnerven.

Bei Fischen, Dipnoërn und perennibranchiaten Amphibien verlässt der Glossopharyngeus den Schädel durch ein besonderes Loch, bei allen übrigen Vertebraten existiert eine für die gesamte Vagusgruppe gemeinsame Öffnung. Seine Hauptverbreitung erfolgt bei wasserlebenden Anamnia im Bereich der I. Kiemenspalte, wobei er einen stärkeren hinteren und schwächeren vorderen Ast erzeugt (R. post- und praebranchialis, s. R. post- und praetrematicus) (vergl. Fig. 193 A). Bei den übrigen Vertebraten verbreitet er sich im Schlundkopf und Zungengebiet, ausserdem aber schickt er in der Regel einen Verbindungsast zum Vagus, zum Ganglion oticum des III. Trigeminus (Jakobsonsche Anastomose) und geht auch Verbindungen mit dem Ganglion geniculi, bezw. mit dem R. palatinus des Facialis ein.

Ein weiterer Ast läuft nach vorne (oralwärts) und gelangt zur Schleimhaut des Gaumens, wo er nahe dem R. palatinus des Facialis dahinzieht.

[1]) Im Bereich der sensiblen Elemente liegen das Ganglion petrosum des IX, sowie das Ganglion jugulare und cervicale des X. Nerven.

Digitized by Google

Dass sich der Glossopharyngeus auch mit einem besonderen, d. h. selbständig entspringenden, und mit einem ein eigenes Ganglion besitzenden Zweig an der Versorgung der lateralen Hautsinnesorgane beteiligen kann, steht fest[1]), (Cole bestreitet dies) — und dies weist darauf hin, dass das System jener Sinnesorgane früher wohl noch eine ungleich grössere Verbreitung besessen hat, als dies heutzutage der Fall ist.

Bei höheren Wirbeltieren geht ein starker Glossopharyngeus-Ast als Geschmacksnerv zur Zunge, Tonsille und Epiglottis, ein Verhalten, das übrigens bereits bei Dipnoërn angebahnt erscheint[2]). Von den Beziehungen des IV. Hirnnerven zur branchialen Muskulatur wird beim Vagus die Rede sein.

Das Verbreitungsgebiet des Vagus ist ein ausserordentlich grosses; es beschränkt sich nicht allein auf den Kopf, sondern greift auch auf den Rumpf über. Folgende Organe kommen in Betracht: Pharynx (Rami pharyngei von IX und X) und Kiemenapparat (Rami prae- und posttrematici [vergl. den VII. und IX. Nerven]). Die Rr. pharyngei und praetrematici sind frei von motorischen Elementen, die R. posttrematici sind gemischter Natur und versorgen die Muskulatur der Viszeralbogen, sowie die äussere Haut und die Schleimhaut. Ferner werden vom Vagus versorgt der Kehlkopf, das Herz, die Lunge, die Schwimmblase, ein wechselnd grosser Abschnitt des Darmkanals, der Oesophagus, der Magen und die übrigen Organe der Oberbauchgegend (Ramus intestinalis)[3]).

Bei terrestrischen Tieren tritt, wie ich dies bereits beim N. facialis ausgeführt habe, eine Reduktion im motorischen Gebiet der Branchialnerven ein. Dieselbe geht Hand in Hand mit einer Beschränkung der betreffenden Muskulatur, wie sich dies z. B. schon in der Reihe der Urodelen bemerklich macht.

Bezüglich der Muskeln des weichen Gaumens verweise ich auf die im Kapitel über den N. trigeminus figurierende Fussnote.

Der mehrwurzelige Ursprung, sowie die oben schon erwähnte, im Bereich des Vorderarmes, bezw. des viszeralen Bogenapparates erfolgende Ausstrahlung, bei welcher eine gewisse Metamerie nicht zu verkennen ist, weisen darauf hin, dass der IX. und X. Nerv ursprünglich nicht einheitlicher Natur sind, sondern dass sie einer Summe von Nerven entsprechen (polymerer Charakter).

Was nun den schon oben erwähnten sogenannten R. lateralis vagi betrifft, so gehört er, wie bereits betont wurde, ursprünglich nicht zum Vagus, sondern zum Seitennervensystem des Kopfes, mit welchem er gleichen zentralen Ursprung hat (Acustico-Facialis-Gruppe), und mit welchem er sogar direkt zusammenhängen kann (Protopterus). Der R. lateralis, welcher offenbar erst sekundär, d. h. durch Verschmelzung der beiden vorher getrennten Öffnungen am Schädel, einen gemeinsamen Austritt

[1]) So z. B. bei Mustelus und Laemargus unter den Selachiern, bei Ganoiden (Acipenser, Amia) und bei Teleostiern.

[2]) Bei Vögeln finden sich, trotzdem der Zungenast des Glossopharyngeus bis zur Spitze des Organes läuft, keine Geschmacksknospen im Bereich der Zunge. Der Nerv besitzt hier nur eine taktile Funktion (Kallius) (vergl. die Zunge).

[3]) Bei Myxine erstreckt sich der R. intestinalis über den ganzen Darm.

Digitized by Google

mit dem N. vagus gewonnen hat, und welcher an seinem Ursprung an der Medulla oblongata ein besonderes Ganglion besitzt, zieht, nachdem er einen Ramus supratemporalis abgegeben hat, dem Rumpf entlang bis zur Schwanzspitze hinaus[1]). Auf diesem Wege kann er sich nochmals in verschiedene Zweige (R. lateralis, superficialis superior und inferior, R. profundus) spalten, welche teils direkt unter der äusseren Haut, teils tief unter der Stammmuskulatur nahe der Wirbelsäule verlaufen. Alle (und dies gilt auch für den oben erwähnten, eine über den Nacken oder das Hinterhaupt verlaufende Querkommissur bildenden R. supratemporalis) gehen zu jenen Hautsinnesorganen, die später als Nervenhügel eine genauere Schilderung erfahren haben.

Accessorius (Willisii).

Der N. accessorius W. ist ein echter zerebraler Nerv, welcher schon bei Selachiern im Vagus, aus dessen letzten Wurzelfäden er entspringt, mitenthalten ist. Es handelt sich also um einen Vago-Accessorius, und der primitive Accessorius-Ursprung gehört nicht dem Rückenmark, sondern dem Gehirn an. Amphibien, Sauropsiden und Säuger stellen hinsichtlich ihres N. accessorius drei scharf gesonderte Typen dar. Jede Klasse steht den beiden andern mit ganz charakteristischen Eigentümlichkeiten gegenüber, so dass von einer direkten Vergleichung keine Rede sein kann.

Der N. accessorius muss bei den höheren Vertebraten folgende Entwickelung genommen haben: Ausgehend von der noch nicht ins Rückenmark hinabreichenden Vagusgruppe der Amphibien hat sich zunächst eine Uramniotenform des Nerven gebildet, mit folgenden Charakteren: Innige Verbindung mit dem Vagus, Hinabreichen bis mindestens ins I. Cervikalsegment, Ursprung aus einer seitlichen Zellenansammlung des Vorderhornes und Verlauf an der ventralen Seite der Hinterhornsubstanz. Von dieser Urform haben sich in zwei Reihen die Sauropsiden und die Säugetiere entwickelt.

Es handelt sich also, im Gegensatz zu den Amphibien, bei den Amnioten um Bildung einer Übergangsregion zwischen Gehirn- und Rückenmarksnerven. Bei den Sauropsiden umfasst dieselbe in maximo 3, bei den Säugern 7 Segmente.

Ob jener im Rückenmark liegende, zentrale Kern von der Medulla oblongata herabgewachsen, oder aber im Rückenmark selbst durch Abspaltung entstanden ist, lässt sich nicht entscheiden. Jedenfalls aber ist der Accessorius der Säuger von den hinteren Wurzeln allmählich ventral in den Seitenstrang herabgedrückt und ist hier durch sekundäre Differenzierung zu einem von seinem Homologon bei Sauropsiden völlig verschiedenen Nerv geworden. Nur dieser aus dem Rückenmark stammende Teil des Säugetiernerven

[1]) Cole schildert den sog. „R lateralis trigemini" früherer Autoren bei Gadus unter dem neuen Namen „Ramus lateralis accessorius". Dieser stellt ein mit Ganglien versehenes, sensorisches System dar, welches in typischer Weise aus den dorsalen Zweigen des V., VII., IX und X. Hirnnerven, sowie aus einer gewissen Anzahl damit in Verbindung stehender Spinalnerven gebildet wird. Er tritt zu den Sinnesorganen (Endknospen) aller Flossen des Körpers. In dieses System des R. lateralis accessorius gehört auch der sog. „Nervus lateralis" von Petromyzon.

Digitized by Google

darf als **Accessorius** schlechtweg bezeichnet werden, während der cerebrale Teil des Säugetiernerven zur Vagusgruppe zu rechnen ist.

Bei den Sauropsiden ist an Stelle des „Accessorius" die Bezeichnung spinaler Vagusanteil zu setzen. Hierbei ist aber zu beachten, dass der spinale Vagusteil der Sauropsiden den proximalen Segmenten des Accessorius der Säuger homolog ist. Oder anders ausdegrückt: Bei den Sauropsiden besitzt der gesamte N. accessorius diejenigen Merkmale, die bei den Säugern allein dem sogenannten Accessorius Vagi eigen sind (Lubosch).

Bei Säugetieren führt der Accessorius die viscero-motorischen Elemente der 5—7 dorsalen Spinalnervenwurzeln und steht, in der Vagusbahn verlaufend, einerseits zu gewissen Halseingeweiden (untere Kehlkopfnerven), andererseits zum M. trapezius und sterno-cleidomastoideus in Beziehung.

Spino-occipitale Nerven und N. hypoglossus.

Unter den spino-occipitalen Nerven versteht man eine Gruppe, welche durch die Nervenwurzeln der Occipital-, resp. der vordersten Rumpf-Myome repräsentiert wird und welche deshalb in nächster Beziehung zum N. hypoglossus steht, bezw. mit ihm teilweise sich deckt. Über die Spinalnerven der betreffenden Komponenten kann kein Zweifel bestehen, obgleich sie zum grossen Teil im Bereich der Vagusgruppe liegen. Aus diesem Grunde wurden sie früher fälschlicherweise als „ventrale Vaguswurzeln" beschrieben.

Bei Amphioxus und den Cyklostomen, bei welch letzteren, wie oben bemerkt, das knorpelige Cranium kaudalwärts mit der Labyrinthregion abschliesst (Palaeocranium Fürbringer), sind sie entweder vom Cranium noch nicht assimiliert oder noch nicht einmal von den Cerebralnerven abgegrenzt. Man kann also hier eigentlich noch nicht von Occipital-, sondern nur von Spinalnerven reden, welche dahin tendieren, Occipitalnerven zu werden. Dies ist nun bei den Selachiern und Amphibien wirklich eingetreten, insofern hier dem Cranium eine Anzahl, wenn auch in nachembryonaler Zeit nicht mehr getrennt nachweisbarer Wirbel als Occipitalregion (Protometameres neocranium) angegliedert wird. Man trifft also in diesem Fall eine wechselnde Anzahl (1—5) von intrakraniell liegenden, spino-occipitalen Nerven, die nunmehr als „occipitale Nerven" bezeichnet werden können. Schon bei den Selachiern sind an ihnen Reduktionserscheinung nachweisbar, die von vorn nach hinten fortschreiten.

Bereits bei den Holocephalen haben sich nun auf Grund eines nochmaligen Assimilationsprozesses (auximetameres Neocranium) noch weitere drei Spinalnerven angegliedert, während die bei den Selachiern schon vorhandenen occipitalen Nerven auf zwei reduziert sind. Jene drei weiteren Nerven erweisen sich durch den Vergleich mit den Selachiern als neu hinzugekommen. Fürbringer, dem wir über diese Verhältnisse wertvolle Aufschlüsse verdanken, bezeichnet sie als occipito-spinale Nerven[1]). Occi-

[1]) Vergl. auch das Kopfskelett und das Kapitel über die Hirnnerven. Ferner verweise ich auf die Arbeiten von Braus und Dohrn.

Digitized by Google

pitale und occipito-spinale Nerven sind also Unterabteilungen der spino-occipitalen Nerven, und beide Gruppen waren einmal reine Spinalnerven; die occipitalen sind schon bei den Selachiern dem Schädel assimiliert, die occipito-spinalen Nerven kommen erst bei den Holocephalen, Ganoiden, Dipnoërn, Teleostiern und Amnioten hinzu. Bei Ganoiden finden sich 1—2 occipitale und 1—5 occipito-spinale Nerven. Bei Dipnoërn stellen sich dieselben Verhältnisse wie 2—3 und 2—3, bei Teleostiern sind die occipitalen Nerven ganz rückgebildet, während zwei occipito-spinale Nerven vorhanden sind.

Bei Amphibien, abgesehen von Ichthyophis, lassen sich jene occipitalen Nerven nicht einmal mehr ontogenetisch nachweisen, und diese Tatsache, wie auch die Skelettverhältnisse der Occipitalgegend, weisen auf starke Rückbildungen, bezw. Verwischungen hin (vergl. das Kopfskelett).

Bei Gymnophionen, Urodelen und aglossen Anuren durchsetzt der I. Spinalnerv bei seinem Austritt den I. Wirbel, bei den übrigen Anuren dagegen ist derselbe verloren gegangen, legt sich aber da und dort noch ontogenetisch an. Der hinter dem Vagus, zwischen dem I. und II. Wirbel austretende Nerv entspricht hier dem II. Spinalnerven.

Von den Sauropsiden an verlässt der ventral-kaudal vom Vago-Accessorius liegende Hypoglossus den Schädel durch ein Loch oder sind mehrere besondere Öffnungen vorhanden. Er entspringt hier wie bei den Säugetieren mit drei Wurzeln, welche drei occipito-spinalen Nerven der Anamnia entsprechen[1]).

Wie im spino-occipitalen Nervengebiet vieler Fische und der Dipnoër dorsale Wurzeln zugegen sein können, so gilt dies auch für den Hypoglossus der Sauropsiden und Mammalia, und zwar treten sie entweder nur vorübergehend (während der Ontogenese) oder dauernd in die Erscheinung. Sie können auch noch mit Ganglien versehen sein. (Ähnliches gilt für den N. accessorius).

Der hierin sich aussprechende Reduktionsprozess dorsaler Spinalnerven ist aber nicht etwa auf die Occipitalgegend beschränkt, sondern greift auch noch auf das Halsmark über, indem auch die dorsale Wurzel des I. Cervicalis bei vielen Säugern und dem Menschen rückgebildet oder gar bereits verschwunden sein kann. Auch auf den II. Cervikalnerven kann sich jener Reduktionsprozess bereits ausdehnen, so z. B. beim Orang.

Bei Fischen senden der Hypoglossus, bezw. die ihm homodynamen ersten Spinalnerven Zweige zu den Muskeln des Rumpfes, des Bodens der Mundhöhle, an die Haut des Rückens und zum Plexus brachialis. Bei höheren Wirbeltieren innerviert der aus dem Cervikalgeflecht immer mehr sich differenzierende Hypoglossus die eigenen Muskeln der Zunge, nimmt in seine Bahn cervikale Elemente auf und erzeugt mit diesen den sogenannten Ramus descendens und die Ansa hypoglossi. Aus diesen Verbindungen entspringen Zweige zu den Mm. sternohyoidei.

[1]) Weiter nach vorne (rostral) liegende Occipital-Elemente treten bei Sauropsiden nur noch ontogenetisch auf und verschwinden später wieder. Es handelt sich also auch hier, wie bei den Amphibien, um Rückbildungen.

Digitized by Google

Sympathikus.

Das sympathische Nervensystem, dessen Verbreitungsgebiet, wie schon früher erwähnt, hauptsächlich im Tractus intestinalis (im weitesten Sinne), im Gefässsystem und in den drüsigen Organen des Körpers zu suchen ist, ist ein Abkömmling des spinalen Nervensystems, mit welchem es zeitlebens durch Verbindungsäste (Rami communicantes) in Verbindung bleibt.

Die Sympathikus-Ganglien, welche als Derivate der Anlagen der Spinalganglien aufzufassen sind, zeigen, wie letztere, eine segmentale Anordnung, enthalten typische Ganglienzellen und können miteinander durch Längskommissuren verbunden sein, woraus dann ein gegliederter, paariger, seitlich von der Aorta gelegener Strang entsteht, den man als **Grenzstrang des Sympathikus** (Truncus N. sympathici) bezeichnet. Letzterer ist also eine sekundäre Erwerbung, d. h. er entsteht onto- und phylogenetisch erst später. Von ihm strahlen unter reichlichen Plexusbildungen die Bahnen (Rami viscerales) aus zu den oben genannten Organsystemen. In den peripheren Geflechten finden sich allerorts viszerale Ganglien eingestreut, welche hinsichtlich ihrer Genese auf die Grenzstrangganglien zurückzuführen sind.

Der in seinem Verbreitungsgebiet eng an die arteriellen Bahnen sich anschliessende und von ihnen in seinem Laufe wesentlich bestimmte Sympathikus beschränkt sich in seiner Lage nicht allein auf die Stammzone des Körpers, sondern er greift auch auf den Schädel über und steht dort mit einer Reihe von Gehirnnerven in ähnlichen Verbindungen, wie dies im Bereich des Rückenmarkes mit den Spinalganglien der Fall ist (vergl. die Gehirnnerven).

Der ursprünglich segmentale Charakter zeigt sich später häufig verwischt und dies gilt in erster Linie für jene Regionen, wo aus irgendwelchen Gründen eine mehr oder weniger starke Modifikation der ursprünglich metameren Körperanlage stattgefunden hat, d. h. für die Hals-, Becken- und Sakralgegend.

Bevor ich nun das Verhalten des sympathischen Nervensystems in der Reihe der Vertebraten einer spezielleren Betrachtung unterwerfe, muss ich noch einer zweiten, kleineren Form von Nervenzellen gedenken, die wegen ihrer Reaktion auf Chromsäuresalzlösungen als chromaffine (Kohn) oder als chromophile (Stilling) Sympathikuszellen bezeichnet worden sind. Diese Zellen gehören genetisch und anatomisch zum sympathischen Nervensystem. Sie stammen aus den embryonalen, noch undifferenzierten sympathischen Ganglien, und auf Grund dessen entwickeln sie sich nicht aus einer begrenzten Anlage, sondern in Form multipler Herde in den einzelnen Ganglien des Grenzstranges und der sympathischen Geflechte. Das neuartige Gewebe wächst aber da und dort, wie z. B. im Bereich der grossen Geflechtganglien an der Bauchaorta, weit über die Mutterganglien hinaus, welche oft noch in festem, oft aber nur noch in losem Verbande mit dem Sympathikus bleiben. Diese Art der Entstehung gilt für sämtliche Wirbeltiere und auch die Verbreitung der betreffenden Elemente ist überall die gleiche; immer sind dieselben an das Gebiet des sympathischen Nervensystems

Digitized by Google

gebunden. Über ihre Funktion ist nur da und dort etwas Sicheres bekannt; dagegen ist ihr Vorkommen in den allerverschiedensten Organen nachgewiesen, wie z. B. in der Carotisdrüse, Steissdrüse, Hypophyse, im Pankreas, in der Nebenniere (Marksubstanz) derselben, kurz in allen Organen, die man als „Drüsen mit innerer Sekretion" zu bezeichnen pflegt. (Vergl. die späteren Kapitel, wo von den meisten dieser Organe wieder die Rede sein wird).

Während bei Amphioxus von einem sympathischen Nervensystem nichts bekannt ist, finden sich bei Ammocoetes und Petromyzon deutlich und typisch entwickelte Ganglienzellen, welche sich an der seitlichen Körperwand mehr oder weniger spärlich den ventralen und dorsalen Ästen der Spinalnerven entlang verbreiten. Nur verhältnismässig selten treten Gangliennester zur Seite der Aorta auf, häufiger an den Einmündungsstellen der Venae parietales in die Vv. cardinales. Auch im Bereich des Schwanzes, an der Vena caudalis und ihren Seitenästen, lassen sie sich nachweisen. Allerorts verbinden sich diese Sympathikusganglien mit dem Suprarenalorgan (vergl. die Nebenniere).

Bei Selachiern zeigt das sympathische Nervensystem schon eine höhere Entwickelungsstufe, und es lässt sich nachweisen, dass die betreffenden Ganglien erst auftreten, nachdem sich die dorsalen und ventralen Rückenmarksnerven zum gemischten Ramus ventralis vereinigt haben. Dies geschieht unmittelbar unter der Vereinigungsstelle beider Äste, dicht neben den Myotomen, und jedes Ganglion erhält so ab origine motorische und sensible Elemente. In der Kopfregion (abgesehen vom vordersten Segment, wo das Ganglion ciliare unter den Gesichtspunkt eines sympathischen Ganglions fällt), fehlt die Anlage des Nervus sympathicus, und dies erklärt sich, wie bereits bei den Hirnnerven auseinandergesetzt wurde, daraus, dass es in der Kopfregion nicht zur Vereinigung ventraler und dorsaler Nerven kommt.

Ein sympatischer Grenzstrang existiert bei Selachiern noch nicht; doch können einzelne Ganglien miteinander zusammenfliessen, während andere frühzeitig wieder sich rückbilden und ganz schwinden; wieder andere persistieren getrennt (C. K. Hoffmann).

Teleostier besitzen bereits einen vom Trigeminus-Facialis-System entspringenden, wohlausgebildeten, drei Ganglien umfassenden Kopfteil des Sympathikus, und auch im Rumpf- und Schwanzabschnitt zeigt sich der Nerv mit seiner, oft durch Querkommissuren verbundenen Ganglienkette wohl entwickelt. So kann man bei allen Vertretern dieser Gruppe zwei in der Längsrichtung verlaufende, rostral-kaudalwärts allmählich konvergierende Grenzstränge unterscheiden.

Bei Dipnoërn ist bis dato noch keine Spur eines Sympathikus nachgewiesen.

Was die Amphibien anbelangt, so steht hier das sympathische Nervensystem auf einer hohen Stufe der Ausbildung. Dies gilt in gleicher Weise für Anuren wie für Urodelen und Gymnophionen.

Digitized by Google

Speziell bei den Urodelen kann man zwei verschiedene Typen des sympathischen Nervensystems unterscheiden, nämlich den Salamandrinen- und den Ichthyoden-Typus. Der erstere ist der einfachere und erinnert ein wenig an denjenigen der Anuren. Man kann einen der Aorta entlang sich erstreckenden, teils faserigen, teils zelligen Rumpfteil, sowie einen Schwanzteil deutlich unterscheiden. Der Rumpfteil, welcher zahlreiche Anastomosen mit Spinalnerven erzeugt und ausserordentlich innige Lagebeziehungen zu den Nebennieren sowie zu den Venen des Bauches (Vv. cava inferior, V. azygos und Vv. renales revehentes) zeigt (die letzteren werden da und dort oft geradezu scheidenartig umgeben), setzt sich nach vorne bis zum I. Spinalnerven fort, taucht aber, auf den Kopf sich fortsetzend, schlingenbildend in der Bahn der Hirnnerven wieder auf, um schliesslich im Ganglion ciliare apikalwärts zu endigen (C. K. Hoffmann).

Bei den Sauropsiden ist die zervikale Portion des Grenzstranges gewöhnlich doppelt, und der eine Ast folgt innerhalb der durchbohrten Querfortsätze der Halswirbel der Arteria vertebralis im Lauf. Bei allen übrigen Vertebraten liegt der ganze Grenzstrang teils ventral, teils lateral von der Wirbelsäule, bezw. auf den Vertebralenden der Rippen.

Was speziell die Säugetiere anbelangt, so kann der Hals-Grenzstrang gut differenziert sein, wie z. B. beim Menschen, oder — und dies gilt für weitaus die meisten Fälle — bleibt derselbe dem Vagus mehr oder weniger enge angeschlossen, so dass beide Nerven bis zum Brusteingang herab oft gar nicht voneinander zu trennen sind, und das Ganglion supremum des Sympathikus und das Ganglion vagi noch eine einheitliche Masse darstellen. Dazu kommt, dass das Ganglion Symp. inferius häufig mit dem ersten Ganglion thoracicum verschmilzt.

Vom oberen Ganglion aus nimmt der Sympathikus auf dem Weg der Carotis cerebralis seinen Weg in das Schädel-Innere und geht hier Beziehungen zu den Hirnnerven, wie vor allem zum V., IX. und X. ein („Kopfteil des Sympathikus"). Ausserdem begeben sich von dem oberen Ganglion aus zahlreiche Äste zum Hypoglossus, zu den oberen Zervikalnerven, zum Pharynx und Larynx etc.

Rückblick.

Das dem äusseren Keimblatt entstammende Nervensystem betätigt sein erstes Auftreten am werdenden Wirbeltierkörper durch eine in der Längsachse desselben verlaufende Furche oder Rinne (Neuralrinne). Dieselbe liegt dorsal, genau in der Medianlinie und verwandelt sich allmählich in eine Röhre (Neural- oder Medullar-Röhre), deren Lumen später zu den Ventrikeln des Gehirns, resp. zum Zentralkanal des Rückenmarkes wird. Schon in sehr frühen Embryonalstadien differenzieren sich in der Substanz der Medullarröhre 1. Stütz- und Kittzellen und 2. Nervenzellen, und bald darauf lässt sich an der Nervenröhre ein stärkerer, vorderer und ein schlankerer hinterer Abschnitt unterscheiden. Aus ersterem Abschnitt, der sich später in eine Anzahl von Bläschen gliedert, geht das Ge-

Digitized by Google

hirn, aus letzterem das Rückenmark hervor. Beide zusammen geben also die Grundlage ab für das zentrale Nervensystem.

Dem zentralen Nervensystem stellt man das periphere Nervensystem gegenüber, welches wieder in zwei Unterabteilungen, in das spinale (resp. cerebro-spinale und cerebrale), sowie in das sympathische zerfällt. Beide verdanken ihren Ursprung dem cerebralen System, aus dem sie erst sekundär (teils direkt, teils indirekt) hervorsprossen, und mit welchem sie durch zentripetal (sensible) und zentrifugal leitende (motorische Bahnen) in Verbindung stehen.

Es existieren gewichtige Anhaltspunkte dafür, dass sich das zentrale Nervensystem aus einer gegliederten Urform im Laufe der Stammesgeschichte herausentwickelt hat.

Das ursprünglich gleichmässig gestaltete Rückenmark kann, zumal bei höheren Typen, wie bei Säugern, an den Abgangsstellen der Extremitäten-Nerven Anschwellungen erfahren, zeigt aber in seinem übrigen Bau, wie z. B. in der histologischen Struktur, in dem Zerfall in verschiedene Stränge etc., durch die ganze Wirbeltierreihe hindurch ein ziemlich gleichmässiges Verhalten.

Dadurch steht es in scharfem Gegensatz zum Gehirn, das, wenn auch überall nach einheitlichem Grundplan konstruiert, doch in der Reihe der Wirbeltiere die allermannigfachsten Verschiedenheiten in seinem weiteren Ausbau erkennen lässt. Ich will hier nur noch einmal an den epithelialen Charakter des Hirnmantels der Teleostier und Knochenganoiden und dann wieder an die höchste Entwickelungsstufe desselben beim Menschen erinnern und ferner die ausserordentlich grossen Verschiedenheiten hervorheben, welche das Hinter- (Klein-) und Mittelhirn bei den einzelnen Gruppen der Vertebraten erkennen lassen.

Während das Teleostier- und Knochenganoidenhirn einen Typus für sich darstellen, bahnen sich bei den Selachiern und Sturionen bereits Verhältnisse an, die zu den Dipnoërn hinleiten und diese hinwiederum haben gewisse Beziehungen zu den Amphibien.

Das Sauropsiden- und Säugerhirn repräsentiert je für sich wieder eine besondere, in sich bis zu einem gewissen Grade wenigstens abgeschlossene Entwickelungsform, und dies macht sich beim Gehirn der Säugetiere in ganz besonderer Weise bemerklich, da hier, ganz abgesehen von dem gewaltigen Überwiegen der Hemisphären und deren Lagebeziehungen zu den übrigen Hirnteilen, fast ganz unvermittelt hochwichtige neue Erwerbungen in die Erscheinung treten, wie der Balken, das Gewölbe, der Pons, die Gyri und Sulci, und dasselbe gilt auch für die direkten cortico-medullaren Bahnen. Während sich hierin ein gewaltiger Fortschritt ausprägt, treten andere Hirnabschnitte, die bei niederen Vertebraten durch massige Entwickelung eine hervorragende Stellung eingenommen hatten, quantitativ wieder mehr in den Hintergrund, wie z. B. das Mittelhirn und die Medulla oblongata. Dahin gehören auch jene eigentümlichen, am Dach und am Boden des Zwischenhirns liegenden Gebilde, der Pinealapparat und die Hypophyse.

Die Hüllmembranen des zentralen Nervensystems sind die Dura und die Pia mater, welch letztere, unter Beteiligung des Ependymgewebes, zur Bildung der Adergeflechte führen kann.

Digitized by Google

Die Dura mater hat z. T. die Bedeutung eines inneren Periostes, beziehungsweise eines Perichondriums der betr. Skelettteile; die Pia mater dagegen dient für das Gehirn selbst als ernährende Gefässhaut. Bei höheren Vertebraten differenziert sich letztere noch in eine zweite Schicht, die man als Arachnoidea bezeichnet. Sie besteht aus einem zarten, maschigen, von Epithelien ausgekleideten Gewebe, welches den perizerebralen resp. perimedullaren Lymphraum durchsetzt. Alle Hüllmembranen des zentralen Nervensystems sind als Differenzierungen einer ursprünglich indifferenten, einheitlichen, zwischen den nervösen Zentralorganen und den umgebenden Skelettteilen gelegenen Bindegewebsschicht (Meninx primitiva) zu betrachten.

Was nun die aus dem zentralen Nervensystem entspringenden Nerven betrifft, so zerfallen sie nicht nur aus topographischen, sondern auch aus entwickelungsgeschichtlichen Gründen in die zwei grossen Abteilungen der spinalen oder Rückenmarks- und der zerebralen oder Gehirnnerven. Bei den letzteren hat man in der Occipitalregion ein Übergangsgebiet zu unterscheiden, welches allmählich zu den Spinalnerven im engeren Sinne hinüberführt.

Während die eigentlichen Hirnnerven in genetischer und z. T. auch in topographischer Hinsicht vielfach an die Spinalnerven erinnern, zeigen sie andererseits, sowohl was ihre Lagebeziehungen, als auch ihre Genese, wobei ektodermale Zuschüsse (Plakoden) eine grosse Rolle spielen, anbelangt, eine Reihe von so spezifischen Eigentümlichkeiten, dass sie den Spinalnerven gegenüber eine Sonderstellung einnehmen.

Wenn auch der Wirbeltierkopf phylogenetisch aus dem vordersten Rumpfabschnitt hervorgegangen ist, so erfuhr er doch schon sehr frühe eine Reihe tiefeingreifender Modifikationen, bei deren Beurteilung folgende Gesichtspunkte massgebend sind.

Vor allem war es das vordere Ende des zentralen Nervensystems selbst, welches infolge der im Bereich des Kopfes auftretenden höheren Sinnesorgane eine bedeutende Umbildung erlitt und, wie die Ontogenie heute noch zeigt, den ursprünglich mehr spinalen Charakter abstreifend, sich allmählich zu einem Gehirn differenzierte. Infolge davon ist eine direkte Parallelisierung desselben mit dem Rückenmark a priori unmöglich, und es liegt schon dadurch der Gedanke an eine Verschiedenheit im Verhalten der Nervenursprünge sehr nahe. Diese Annahme gewinnt noch an Wahrscheinlichkeit in Erwägung des den ganzen Aufbau des Schädels tief beeinflussenden, an das Viszeralskelett gebundenen Respirations-Apparates und der durchbrechenden Mundöffnung, wodurch sich das Leibesinnere mit der Aussenwelt in Verbindung setzt.

Kurz alle diese Faktoren wirken zusammen, um sehr bedeutsame morphologische Verschiedenheiten zwischen Gehirn- und Rückenmarksnerven durchzuführen, und dies gilt nicht minder für den sogenannten Nervus opticus und olfactorius, welche überhaupt keine Parallelisierung mit den übrigen Kopfnerven erlauben, sondern für sich wieder unter einen ganz anderen genetischen Gesichtspunkt fallen.

Eine Sonderstellung nimmt ferner das sympathische System ein, insofern es, erst sekundär entstehend, als ein Abkömmling des spinalen Nervensystems und speziell der Spinalganglien erscheint. Es ist bei

Digitized by Google

höheren Formen in zwei grossen, seitlich von der Wirbelsäule liegenden ganglienreichen Längsstämmen angeordnet, von denen zahlreiche Äste zu den Eingeweiden, zu den Blutgefässen und den Drüsen, also zu lauter Organen ausstrahlen, welche dem Willen nicht unterworfen sind. Bei den niedersten Vertebraten noch wenig deutlich vom spinalen System differenziert, bildet es sich bei höheren Formen selbständiger heraus und gelangt zu immer höherer physiologischer Bedeutung.

Eine besondere Stellung nehmen die sogenannten chromaffinen Nervenzellen des sympathischen Systems ein. Sie treten teils in den Dienst anderer Organe, teils differenzieren sie sich zu Apparaten selbständiger Art. In beiden Fällen kommt ihnen zweifellos eine hohe physiologische Bedeutung zu.

III. Sinnesorgane.

Die spezifischen Elemente der Sinnesorgane nehmen, wie das gesamte Nervensystem ihren Ursprung aus dem äusseren, die Beziehungen des Organismus mit der Umgebung vermittelnden Keimblatt, dem „Sinnesblatt". Sie sind also epithelialer Herkunft und setzen sich durch Nervenfasern mit dem zentralen Nervensystem [1]), woselbst die Sinneseindrücke zum Bewusstsein kommen, sekundär in Verbindung. Das Sehorgan der Wirbeltiere nimmt hinsichtlich seiner Genese insofern eine Ausnahmestellung ein, als es von dem Teil des äusseren Keimblattes entsteht, der sich bereits zur Medullar-Röhre differenziert hat.

Im Laufe der Phylogenese hat sich ein Teil der ursprünglich, d. h. phylogenetisch und ontogenetisch, im Bereich der Haut und zugleich noch in nächster Verbindung mit dem Zentralapparat liegenden Sinnesapparate zu **Sinnesorganen höherer Ordnung** (im physiologischen Sinne) entwickelt. Dies gilt z. B. für das Seh-, Geruchs-Geschmacks- und Gehörorgan.

Diesen in ihrer Lage an den Kopf gebundenen und daselbst, mit Ausnahme des „Geschmackssinnes in „Sinneskapseln", d. h. in Abkömmlingen des mittleren Keimblattes, eingeschlossenen Sinnesorganen stellt man eine zweite Gruppe von Sinnesorganen gegenüber, die sogenannten **Hautsinnesorgane.** Sie dienen zur Vermittelung des Tast-, Druck- und Temperaturgefühls. Neben den hierbei in Betracht kommenden freien, durch die ganze Wirbeltier-Reihe weit verbreiteten Nervenendigungen in der Haut, existieren noch mannigfache Einrichtungen, bei welchen es sich um spezifische Zellformen, d. h. um Sinneszellen handelt. Diese können wieder von Isolations- resp. Stützzellen umgeben sein, welch letztere ebenfalls ektodermalen Ursprungs sind (vergl. die Ependym- und Gliazellen des Zentralnervensystems). Ausser dem Ektoderm aber kann sich am Aufbau der Sinnesorgane auch noch das Mesoderm beteiligen. Dieses liefert teils schützende Hüllmassen und leitende Kanäle, teils bewegende und ernährende Elemente, d. h. Muskeln, Blut- und Lymphbahnen.

---

[1]) Vergl. die einleitenden Bemerkungen zu diesem Kapitel, pag. 241 u. f.

Digitized by Google

Bei den Hautsinnesorganen der wasserbewohnenden Anamnia trifft man regelmässig stabförmige, bezw. keulen- oder birnförmige Sinneszellen. Dasselbe gilt für alle höheren Sinnesapparate, und dies ist deshalb sehr bemerkenswert, weil hier wie dort das umgebende Medium ein feuchtes ist.

Wird das Wasserleben aufgegeben, so trocknen die obersten Epidermislagen (vergl. die Amphibien) aus, und die Hautsinnesorgane rücken unter gleichzeitiger Formänderung in die Tiefe. Auf Grund dieses Verhaltens wird man bei höheren Vertebraten, d. h. von den Reptilien an aufwärts, andere Hautsinnesorgane erwarten dürfen, und diese Erwartung bestätigt sich denn auch in der Tat.

Hautsinn.

Organe mit stäbchenförmigen Zellen bei Fischen, Dipnoërn und Amphibien.

a) Nervenhügel.

Fische und Amphibien.

Bei Amphioxus existieren stab- oder birnförmige Zellen in der Epidermis, besonders in der vorderen Körpergegend; jede derselben ist an ihrem freien Ende mit einem haarähnlichen Fortsatz und proximalwärts mit einem Nerven versehen. Die Verteilung am Körper ist keine regelmässige, aber an gewissen Stellen, wie z. B. in der Mundgegend sowie in der Umgebung der Cirrhen, sind sie zu Gruppen angeordnet.

Es ist zweifelhaft, ob von einem direkten Anschluss jener, noch auf tiefer Stufe stehender Organe an die unter dem Namen der Nervenhügel und Nervenknospen bekannten Hautsinnesapparate der übrigen Fische die Rede sein kann. Immerhin aber ist die Tatsache bemerkenswert, dass auch die eben genannten Apparate ontogenetisch stets mit der Bildung einer einzigen Epithel-Zelle einsetzen, aus deren Teilung dann die folgenden Sinneszellen hervorgehen. Es handelt sich dabei um zentral und peripher liegende Zellen, welche zusammen eine hügelartige Vorragung bilden; die zentralen Zellen sind von einem zarten Netzwerk von Nervenfasern umgeben, und jede von ihnen trägt an ihrem freien Ende ein steifes, kutikulares Haar. Dies sind die eigentlichen Sinneszellen, während die peripher liegenden, in Form eines Kohlenmeilers angeordneten Zellen, eine isolierende, stützende, schützende und schleimsezernierende Funktion haben. Bei Dipnoërn, sowie bei wasserlebenden Amphibien und Amphibienlarven, wo sie eine schärfere räumliche Abgrenzung erfahren, behalten jene Organe zeitlebens ihre peripherie, freie Lage im Bereich der Epidermis bei[1]), bei Fischen dagegen können sie in nachembryo-

[1]) Zu Zeiten, wo die Amphibien das Wasserleben aufgeben (Larvenmetamorphose), sinken die betr. Sinnesorgane in die tieferen Lagen der Haut hinab, werden dadurch, dass die Epidermis über ihnen zusammenwächst, von der Aussenwelt abgeschlossen und gehen eine Rückbildung ein. Während sie nun bei allen Anuren und gewissen caducibranchiaten Amphibien gänzlich zugrunde gehen, bleiben sie bei anderen Urodelen (Salamandrina, Amblystoma, Triton) das ganze Leben erhalten und kehren,

Digitized by Google

naler Zeit in Rinnen oder auch in vollständige, oft sehr reich verzweigte Kanäle eingeschlossen werden, die entweder nur von der wuchernden Epidermis oder, was viel häufiger der Fall ist, durch Schuppen und Kopfknochen, welche sich von Stelle zu Stelle nach aussen öffnen, gebildet werden. Dies gilt z. B. für Rochen und Ganoiden[1]), wo freistehende Hügel überhaupt fehlen (Fig. 198, C). Auch bei Selachiern spielen sie nur eine untergeordnete Rolle. So kann also das Mesoderm bereits auch am Aufbau „niederer Sinnesorgane" partizipieren.

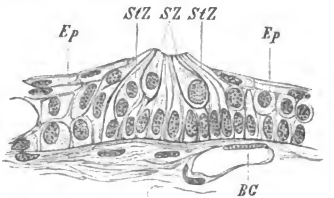


Fig. 195. Senkrechter Schnitt durch die Haut mit einem Hautsinnesorgan aus der Seitenlinie einer Larve von Triton taeniatus von 3 cm Länge. Nach F. Maurer. *BG* Blutgefäss, *Ep, Ep* an das Sinnesorgan angrenzende Epidermis, *SZ* Sinneszellen, *St Z* Stützzellen.

Die Verteilung dieser Sinnesapparate, für welche ein das ganze Leben dauernder Regenerationsprozess zu konstatieren ist, erstreckt sich über den gesamten Körper; doch lassen sich im allgemeinen gewisse, mit grosser Konstanz auftretende Hauptzüge unterscheiden. Dies gilt z. B. für den reichlich damit ausgestatteten Kopf, wo der Verlauf in der Regel so erfolgt, wie dies in der Figur 195 und auf Figur 193 A durch die rot angegebenen Facialisbahnen dargestellt

Fig. 196. Verteilung der Seitenorgane einer Salamanderlarve. Nach Malbrane.

ist; von hier aus setzen sich die Organe, stets durch nervöse Längskommissuren untereinander verbunden, in einer, oder, wie z. B. bei Polypterus u. a. Fischen, Proteus und allen Amphibienlarven, in mehreren „Seitenlinien" längs der Flanken des Körpers nach hinten bis zur Schwanzflosse fort (Fig. 196)[2]). Diesem

wenn die betr. Tiere das Wasser aufsuchen, wieder an die Oberfläche zurück. Immerhin handelt es sich hierbei auch noch um Neubildung von Organen.

Bei Rana kommt es an den Stellen der ausgestossenen Sinneselemente durch lokale, stärkere Verhornung zur Bildung eines oberflächlichen Hornzapfens, der im wesentlichen an die „Perlorgane" der Cyprinoiden erinnert. Unter bestimmten Veränderungen der Epidermis und des Korium gehen diese Gebilde bei den Raniden in Tastflecke über. (Siehe später.)

Was die obenerwähnten „Perlorgane" betrifft, so entstehen sie bei Cyprinoiden durch eine Epithelwucherung, welche an Stelle des ausgestossenen Sinnesorganes auftritt. Die dadurch entstehende Vermehrung und Verhornung von Zellen führt zur Brunstzeit zu förmlichen Höckerbildungen („Perlausschlag").

[1]) Bei Polypterus bichir herrschen noch sehr primitive Verhältnisse (vergl. die Arbeit von Edward Phelps Allis jr.).

[2]) Obwohl bei Neunaugen ein wohl entwickelter (bei Ammocoetes mit dorsalen und ventralen Spinalnerven in Verbindung stehender) Nervus lateralis vagi vorhanden

Digitized by Google

Umstand verdanken sie den Namen der **„Seitenorgane"**. Wie bei der Lehre von den Hirnnerven bereits mitgeteilt wurde, handelt es sich bezüglich ihrer Versorgung um das laterale System des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, also um Nerven, welche in dieselbe Kategorie, wie der N. acusticus gehören und welche alle zusammen aus demselben Zentrum entspringen.

Daraus erhellt, dass das ganze laterale Nervensystem, bezw. seine Modifikation bei Selachiern, inkl. das Gehörorgan, eine unabhängige, eine Sonderstellung, einnimmt und sich morphologisch und histologisch von allen übrigen Sinnesorganen des Integuments unterscheidet. Dafür sprechen in erster Linie die dabei in Betracht kommenden, verschiedenen Nervenquellen.

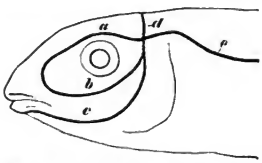


Fig. 197. Verteilung des Seitenkanalsystems bei Fischen. Schema. *a* Supra-, *b* infraorbitaler, *c* mandibularer, *d* occipitaler, *e* lateraler, seitlich am Rumpf verlaufender Zug.

Die Seitenorgane entwickeln sich zuerst im Bereiche des Kopfes und nehmen von hier aus ihre Verbreitung über den Rumpf. Von einer ursprünglich metameren Anlage ist keine Rede, und wenn bei erwachsenen Tieren, was nicht selten zu beobachten ist, eine metamere Verteilung vorkommt, so ist dieselbe stets sekundär erworben.

Besondere Modifikationen der Nervenhügel repräsentieren in der Gruppe der Rochen (Torpedo) die **Savi'schen Bläschen**, bei Ganoiden die **Nervensäckchen** und bei Selachiern die **Ampullen** oder **Gallertröhren**[1]). Alle drei sind auf den Kopf und den vorderen Rumpfteil beschränkt und sitzen am reichlichsten an der Schnauze. Sie entstehen aus einer Verdickung und späteren Einstülpung der Epidermis, auf deren Grund sich die Neuro-Epithelien differenzieren. Während die Organe der Ganoiden die einfache Sackform beibehalten, und die Savi'schen Bläschen von der äusseren Haut gänzlich abgeschlossen sind, stellen die Gallertröhren kleine Gebilde dar, welche, zu Büscheln gruppenweise vereinigt, an ihrem Grund unter Bildung einer oder mehrerer Ausbuchtungen („Ampullen") sich erweitern. Letztere können von sehr verschiedener Form sein: länglich, oval oder traubenartig gelappt. Sie werden durch das von der Wand her radienartig einspringende Bindegewebe voneinander abgekammert und sind von einer gallertartigen Masse erfüllt. Die Nervenendorgane beschränken sich auf die Ampullen und setzen sich auf das röhrenförmige Ansatzstück nicht fort. Die Versorgung durch Hirnnerven stimmt mit derjenigen der „Seitenorgane" überein.

ist, so ist hier doch das System der Seitenlinie noch ganz regellos, indem die betreffenden Sinnesorgane wie zersprengt aussehen und durchaus keine streng segmentale Anordnung zeigen (vergl. die Hirnnerven).

[1]) Die von P. und F. Sarasin in der Haut von Ichthyophis glutinosus beschriebenen Sinnesorgane nehmen eine eigenartige Stellung ein. A. Coggi parallelisiert sie mit den Ampullen der Selachier.

Digitized by Google

Am nächsten an die Selachier schliesst sich hinsichtlich des Seitenkanalsystems Polyodon an, während Acipenser schon zu den Knochenganoiden überleitet, gleichwohl aber haben beide viel Gemeinsames. Bei Polyodon liegen die massenhaft vorhan-

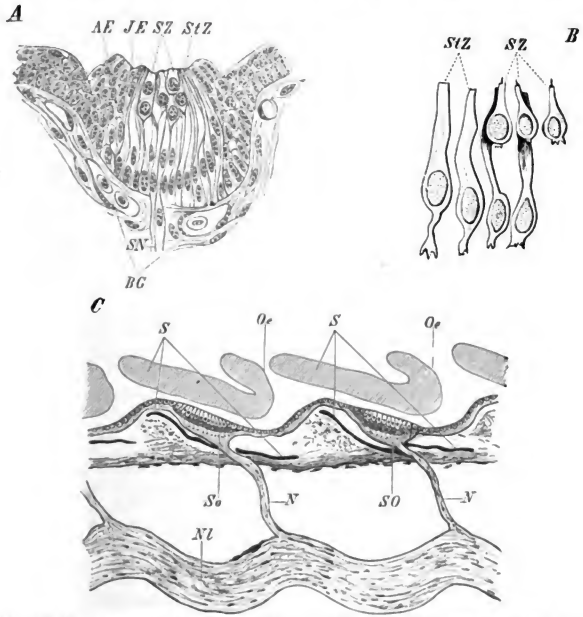


Fig. 198 A. Senkrechter Längsschnitt durch ein Hautsinnesorgan aus der Seitenlinie von Triton cristatus zur Zeit des Wasseraufenthaltes (das Tier war im Hochzeitskleid). Nach F. Maurer. *AE* Äussere Lage von Epidermiszellen, welche dem Sinnesorgan angeschlossen sind, *BG* Blutgefäss, *JE* innere Lage von Epidermiszellen, welche dem Sinnesorgan angeschlossen sind, *SN* eintretender Sinnesnerv, *SZ* Sinneszellen, *StZ* Stützzellen.

Fig. 198 B. Isolierte Stütz- und Sinneszellen eines Hautsinnesorganes von Triton.

Fig. 198 C. Senkrechter Schnitt durch den Canalis lateralis von Amia calva. Nach Allis. Die Schuppen sind in der Darstellung einfacher behandelt als in der Originalfigur. *N* Nerv des Sinnesorganes, *Nl* Stamm des Nervus lateralis, *Oc* Öffnungen, durch welche der Seitenkanal mit dem umgebenden Medium in Verbindung steht, *S, S* Schuppen, *So, So* zwei in den Seitenkanal verlagerte Hautsinnesorgane.

denen Hautsinnesorgane noch ganz im Bereich der äusseren Bedeckungen, während sie sich bei Acipenser zum erstenmal unter allen Vertebraten in kraniale Elemente eingebettet zeigen. Bei

Digitized by Google

Lepidosteus finden sich von den Hauptkanälen des Kopfes abgehende, baumartig verästelte Nebenkanälchen, welche in die Kopfknochen eindringen. Polypterus zeigt hiervon nichts. Das System der Hautsinnesorgane der physostomen Teleostier ist von demjenigen der Selachier sehr verschieden, besitzt aber, namentlich hinsichtlich der Deckung der Kanäle durch Knochengebilde, vielfache Ähnlichkeit mit dem der Ganoiden. Im übrigen differieren die einzelnen Familien und Arten sehr voneinander; auch Rückbildungen kommen vor (Siluroiden).

Was nun die Funktion der Nervenhügel anbelangt, so lässt sich mit voller Sicherheit darüber Nichts behaupten. Jedenfalls sind sie uralte Sinnesorgane, denn man hat ihre Spuren bereits bei den Selachiern des Jura, ja sogar schon bei den devonischen Cephalaspidae und Pteraspidae nachgewiesen, und ich betrachte auch die sogenannte „Brille" von Archegosaurus als hierher gehörig. Sicherlich spielten und spielen heute noch jene Organe bei der Perzeption der im umgebenden Wasser vor sich gehenden Erschütterungen (Wellenbewegungen) eine grosse Rolle und dienen so zur Orientierung. Licht, Temperaturunterschiede und chemische Beschaffenheit des Wassers sind ohne Einfluss auf dieselben. Sie stehen in genetischen Beziehungen zum Gehörorgan (vergl. dieses).

h) Endknospen und Geschmacksorgane.

Die Nervenhügel durchlaufen in ihrer Entwickelung ein Stadium, welches gänzlich mit den Nervenknospen übereinstimmt, und man wird nicht fehlgehen, wenn man letztere als phyletisch ältere Organe, welche einer geringeren Differenzierung unterliegen, betrachtet. Zwischen beiden existieren die allerverschiedensten Übergangsstufen, und eine scharfe Grenze lässt sich nicht aufstellen. Damit scheint übrigens der von C. J. Herrick an Siluroiden gemachte Befund, dass die Nervenhügel und Nervenknospen aus ganz verschiedenen Nervenquellen versorgt werden, im Widerspruch zu stehen. Erstere gehören nämlich in das Acustico-Lateralis-System, letztere in den Bereich des N. facialis, glossopharyngeus und vagus. Diese Differenz würde auch auf einen prinzipiell verschiedenen Funktionswert beider Organe schliessen lassen.

Im Gegensatz zu den Nervenhügeln, welche das Bestreben zeigen, sich nach der Tiefe zurückzuziehen, ragen die Endknospen meist kuppenartig über das Niveau der Epidermis hervor. Sie besitzen geringere Formverschiedenheiten als jene, zeigen aber sonst im Bau viel Übereinstimmendes, d. h. man kann auch hier die zentrale Zone der Neuro-Epithelien und aussen den Mantelteil unterscheiden. Während aber die borstentragenden, zentralen Neuro-Epithelien der Nervenhügel kürzer sind als die Mantelzellen, zeigen sie bei den Endknospen eine den Mantelzellen vollkommen gleiche Länge, d. h. sie erstrecken sich durch das ganze Organ hindurch.

Fische. Bei Petromyzonten und den meisten Selachiern noch auf einer primitiven Entwickelungsstufe stehend, spielen die

Digitized by Google

Endknospen bei Ganoiden und Teleostiern in voller Ausbildung die Hauptrolle und sind in regelloser Anordnung über den ganzen Körper verbreitet. Am zahlreichsten finden sie sich an den Flossen, den Lippen, Lippenfalten, Barteln und in der Mundhöhle bis in den Schlundanfang hinunter.

Jene Lagebeziehungen sind sehr bemerkenswert, denn von den **Dipnoërn** und **Amphibien** an, durch alle höheren Tierklassen hindurch, beschränken sich die Endknospen auf die Mund-, Rachen- und Nasenhöhle und kommen ausserhalb dieser Kavitäten nicht mehr vor. Sie sitzen bei Dipnoërn, Amphibien und deren Larven auf Papillen der Mukosa, an den Rändern des Ober- und Unterkiefers, am Gaumen, in der Umgebung des Vomers und auf dem Gipfel der Papillae fungiformes der Zunge.

Was speziell die Urodelen und Anuren betrifft, so finden sich auf der Zunge und am Gaumen rundliche Papillen. Zwischen die die Kuppe formierenden Zellen dringen eigenartige, knopfförmige, bis zur freien Oberfläche sich erstreckende Nervenendigungen hinein. (G. Retzius.) Ob diese Papillen Geschmacksorgane sind, oder ob sie auch im Dienst des Tastsinnes stehen, ist bis jetzt noch nicht sicher zu entscheiden.

Bei **Reptilien** ist ihre Verbreitung schon eine etwas beschränktere, während bei **Vögeln** trotz des bei manchen Gruppen (Lamellirostres) stark entwickelten Ramus lingualis des N. glossopharyngeus wahre Geschmacksknospen in der Zunge nicht vorkommen. Gleichwohl aber besitzt das Organ, und auch der Schnabel, wie die Erfahrung lehrt, ein sehr feines Unterscheidungsvermögen dessen, was geniessbar und nicht geniessbar ist. Ein sensibler Ast des Trigeminus fehlt der Vogelzunge; er wird durch den Glossopharyngeus funktionell ersetzt (Kallius).

In der Mund- und Rachenhöhle der Vögel (mit Ausschluss der Zunge) sollen zahlreiche Geschmacksknospen existieren. An bestimmte Papillen aber sind sie nicht gebunden, und formell gleichen sie am meisten den schlanken, spindelförmigen Endknospen der Reptilien (Lacerta, Anguis). Ausser den mit den Geschmacksorganen der übrigen Vertebraten übereinstimmenden Formen kommen aber den Vögeln auch noch Geschmacksknospen von spezifischer Struktur zu, doch sind hierüber noch genauere Angaben abzuwarten (E. Botezat).

Was endlich die **Säugetiere** betrifft, so finden sich hier die Geschmacksorgane am zahlreichsten auf der Zunge. Man begegnet ihnen übrigens auch noch am weichen Gaumen und im Rachen, weit hinab bis in den Kehlkopfeingang hinein.

Auf der Zunge zeigen sie sich an die formell sehr verschiedenen Papillae vallatae[1]) und fungiformes, sowie an die seitlich am hinteren Zungenrand sitzende Papilla foliata gebunden[2])

[1]) Papillae vallatae sind schon bei Echidna und Ornithorhynchus vorhanden, es existieren aber deren nur je zwei, bei Marsupialiern drei. Auch Papillae foliatae treten bei Monotremen und Marsupialiern auf.

[2]) Die Papilla foliata ist beim Menschen und vielen Säugetieren entweder gar nicht oder nur schlecht ausgeprägt. Im Gegensatz dazu stehen die Nager, welche einen wohl begrenzten, reichlich mit Geschmacksorganen versehenen Komplex von Schleimhautfalten besitzen. Die Furchen erscheinen hier tief, zahlreich und laufen mehr oder weniger parallel.

Digitized by Google

und können sich dabei mehr oder weniger in die Tiefe zurückziehen[1]).

So sind also die im allgemeinen enge an den Aufenthalt im Wasser gebundenen Hautsinnesorgane mit dem terrestrischen Leben noch nicht völlig verschwunden, sondern setzen sich, was die eine Abteilung derselben, die Endknospen, betrifft, unter gewissen Bedingungen (feuchtes Medium) bis in die Reihe der Säugetiere hinauf fort. Ob damit eine Änderung ihrer physiologischen Leistung eintritt, oder ob ein Rückschluss auf die Leistung der formell sich gleich verhaltenden Hautsinnesorgane in dem Sinne erlaubt ist, dass auch letzteren eine der Geschmacksempfindung ähnliche Funktion zukommt, muss dahingestellt bleiben. Jedenfalls sind die oben erwähnten Innervationsverhältnisse sehr bemerkenswert.

c) Tastzellen und Tastkörperchen.

(Terminale Ganglienzellen.)

Bei den Tastzellen und Tastkörperchen ist jede direkte Kommunikation mit der Oberfläche der Epidermis auszuschliessen, und es handelt sich um keine Stützzellen mehr.

Zum erstenmal begegnen wir zu Gruppen („Flecken") vereinigten **„Tastzellen"** bei **ungeschwänzten Amphibien**, wo sie, zum Teil auf kleinen Wärzchen stehend, über die Haut des ganzen Körpers verbreitet sind (Fig. 199). Sie sind phylogenetisch auf die Hautsinnesorgane der Ichthyopsiden zurückzuführen. (Vergl. die Fussnote auf pag. 300 u. 301). Bei **Reptilien**, wo sie bei Hatteria[2]) in der einfachsten und wohl auch primitivsten Form (an den Schuppenrändern angeordnet) auftreten, liegen sie vorzugsweise im Bereich des Kopfes, an den Lippen, der Wangengegend und an der Schnauze, doch können sie, wie z. B. bei Blindschleichen, Schlangen, Embryonen und jungen Exemplaren von Krokodilen, auch über

[1]) Die Bedeutung der verschiedenen Papillenarten für die Funktion des Schmeckens wechselt beim Menschen während des individuellen Lebens: der grösste Reichtum an Knospen und damit die Hauptperiode der Schmeckfunktion für die Papillae fungiformes findet sich beim Säugling.

Später tritt eine erhebliche Reduktion der P. fungiformes, bezw. eine ganz oder teilweise platzgreifende Verhornung derselben ein, und dadurch sinkt der Wert dieser Papillen als Geschmacksorgane. Im Gegensatz dazu steigt der Wert der P. vallatae beim Erwachsenen (H. Stahr). Eine interessante Parallele erhält dieser Vorgang durch die Beobachtungen H. Stahr's am wilden und domestizierten Kaninchen. So findet sich beim ersteren eine relative stärkere Entwickelung der Sinnesleisten und dadurch eine bessere Ausnützung des zur Verfügung stehenden Raumes, d. h. eine ausgiebigere Besetzung der Seitenränder der Gräben mit Knospen. Beim domestizierten Tier dagegen existiert ein auffallender gradueller Unterschied derart, dass man hier einen wirklichen Rückgang in der Ausbildung dieses wichtigsten Geschmacksorgans für das Kaninchen konstatieren kann. Ähnlich verhält es sich mit der gewöhnlichen wilden Wanderratte und der domestizierten (weissen) Spielart.

Es wäre von grossem Interesse, derartige Erhebungen auch an zahlreichen anderen Säugetieren, bei denen es sich um freilebende und domestizierte Formen handelt, anzustellen und jene auch auf die verschiedenen Menschenrassen auszudehnen.

[2]) Bei Hatteria und bei Saurierembryonen bleiben die Sinneszellen im Bereich des Tastfleckes zunächst im Verbande mit der Epidermis, aber sie lösen sich weiterhin von der letzteren ab und rücken als echte Tastkörperchen in die Tiefe. Diese liegen dann unter der modifizierten Epidermis in einer papillenartigen Erhebung des Koriums.

Digitized by Google

den ganzen Körper verbreitet sein, wobei sie dann auf den Schuppen in verschiedener, häufig symmetrischer Weise angeordnet sind. Bei **Vögeln** sind die Tastzellen auf die Mundhöhle (Zunge) und den Schnabel („Wachshaut") beschränkt, bei beiden aber handelt es sich nicht mehr, wie bei Reptilien, um „Tastflecke", sondern die

Fig. 199.

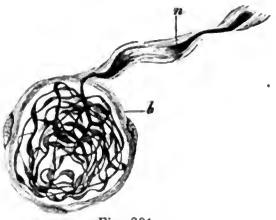


Fig. 201.

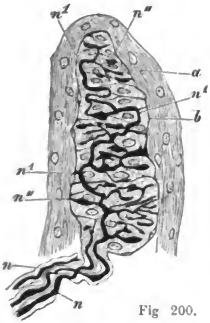


Fig. 200.

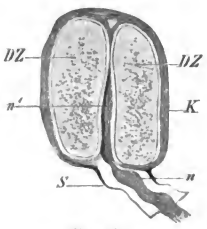


Fig. 202.

Fig. 199. Ein Tastfleck aus der Haut des Frosches, mit Zugrundelegung einer Figur Merkel's. *a*, *a* Neuro-Epithelien, *b* Epidermis, *N* zutretender Nerv, der bei N^1 seine Markscheide verliert.

Fig. 200. Hautpapille aus den Fingern der menschlichen Hand mit Tastkörperchen (Meissner'sches Körperchen). Nach M. Lawdowski. (Behandlung mit Goldchlorid, reduziert in Ameisensäure). *a* Faseriges Hüllgewebe mit Zellen, *b* Tastkörperchen mit seinen Zellen, *n* die eintretenden Nervenfasern, n^1 der weitere Verlauf der Nerven in ihren Windungen und Krümmungen, *n''* Terminalzweige der Nervenfasern mit keulenförmigen Endigungen.

Fig. 201. Endkörperchen (Corpusculum bulboideum) [Krause'sches Körperchen (aus dem Randteile der Conjunctiva bulbi des Menschen)]. Nach A. S. Dogiel. *b* Bindegewebige, kernführende Aussenhülle. *n* Markhaltige Nervenfaser, deren Achsenzylinder in einen dichten Endknäuel übergeht.

Fig. 202. Querschnitt durch ein Grandry'sches Körperchen aus der Wachshaut des Entenschnabels. Nach J. Carrière. *n* der Nerv, welcher an die Kapsel *K* herantritt und seine Scheide *S* an letztere abgibt. Der Nerv tritt zwischen die zwei Deckzellen *DZ*, *DZ* und verbreitert sich bei n^1 zur Tastplatte n^1. Die auffallende Verdünnung des Achsenzylinders vor dem Eintritt in die Kapsel rührt wohl davon her, dass ein Teil der letzten Windung des geschlängelten Nerven durch den vorhergehenden Schnitt abgetrennt wurde.

Digitized by Google

Elemente treten schon viel enger zusammen und bilden förmliche Pakete, d. h. **„Tastkörperchen“**. Dieselben sind von einer kernführenden, bindegewebigen Hülle umgeben, und diese schickt Scheidewände ins Innere, wodurch die einzelnen Tastzellen voneinander teilweise abgekammert werden. Eine Modifikation der Tastkörperchen sind die ebenfalls im Vogelschnabel vorkommenden Grandry'schen Körperchen. (Das Nähere darüber ist aus Fig. 200 und 202 zu ersehen.)

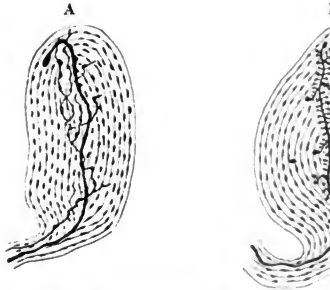


Fig. 203 **A**. Pacini'sches Körperchen (Kolbenkörperchen) des Mesorektums eines zwei Tage alten Kätzchens. Nervengeflecht um die Hauptfaser. **B** Pacini'sches Körperchen (Kolbenkörperchen) des Mesorektums eines drei Tage alten Kätzchens. Knopfförmige Sprossen am Nervenfaserstamm und an den Endknöpfchen. Beide Figuren nach Guido Sala.

Bei **Säugetieren** liegen die Tastzellen entweder isoliert, wie z. B. an unbehaarten Körperteilen, oder es handelt sich um ovale, aus einer mehrschichtigen, kernführenden Hülle gebildete Körperchen, in die ein Nerv eintritt, um sich darin knäuelartig aufzuwickeln und in einer oder mehreren terminalen Ganglienzellen zu endigen[1]) (Fig. 201).

Bei Säugetieren der verschiedensten Ordnungen, sowie auch beim Menschen finden sich im Bereich der behaarten Haut zirkumskripte, stark innervierte Bezirke, welche als der Sitz besonderer Nervenendorgane (Sinnesapparate) anzusehen sind. Sie wurden von ihrem Entdecker, Felix Pinkus, als **Haarscheiben** bezeichnet und bestehen aus einer Kappe verdickten, eigenartig modifizierten Epithels, sowie aus einer Kutispapille.

Die Haarscheiben befinden sich beim Menschen dicht neben den Haaren und bilden rundliche, 1 mm und mehr messende Gebilde,

[1]) Die Tastkörperchen der Säuger sind am einfachsten an der Glans penis et clitoridis gebaut. Ob sie an behaarten Stellen vorkommen, ist zweifelhaft; sicher ist aber, dass die Haare, und namentlich die Tastborsten (Sinushaare, vergl. das Integument), durch reichliche Versorgung mit Nerven zu vorzüglichen Sinnesorganen sich gestalten. Dies gilt z. B. in hervorragender Weise für die Flughaut und die Ohren der Fledermäuse.

Am zahlreichsten und zugleich am schönsten entwickelt finden sich die Tastkörperchen an der Volar- und Plantarfläche der Hände und Füsse, an der Kornea und an der Nase (Rüssel). Zu ganz ausserordentlicher Entwickelung gelangen sie an der Maulwurfsschnauze.

Digitized by Google

welche im spitzen Winkel zwischen freiem Haarschaft und der Hautoberfläche liegen.

Im stumpfen Winkel zwischen Haarschaft und Hautoberfläche, genau der Haarscheibe gegenüber, liegt beim Menschen ein anderes, deutlich begrenztes, glattes Hautfeld, welches als Schuppenrudiment zu deuten ist. Haarscheiben und Schuppenrudimente konstituieren zusammen mit den bisher bekannten Anhangsorganen des Haarfollikels (Drüsen, Muskeln, Nerven, Gefässen etc.) ein wohldefiniertes Gebiet, den sogenannten **„Haarbezirk"** (F. Pinkus)[1].

d) Kolbenkörperchen.

Corpuscula lamellosa (Vateri, Pacini).

Bei Fischen und Amphibien kennt man keine Kolbenkörperchen, dagegen sind sie bei Lacertiliern, Scinken und Ophidiern nachgewiesen. Bei diesen Tieren, wo sie vorzugsweise im Bereich der Lippen und in der Umgebung der Zähne, jedoch auch am übrigen Körper sitzen (Lacerta), sind sie von langgestreckter, darm- oder wurstartiger Form und noch von sehr einfacher Struktur. Im Innern jedes Kolbenkörperchens findet sich das von mehrfach geschichteten Lamellen umgebene Nervenende, an welchem man entweder knospenartige Sprossen oder Geflechtbildungen unterscheiden kann, welch letztere wieder einen stärkeren Nervenstamm umwickeln (Fig. 203). Dazu gesellt sich zuweilen noch eine Doppelsäule von Zellen, von welch letzteren jede halbmondförmig derart um den Protoplasmamantel herumgebogen ist, dass sie mit ihrem Gegenstück in Berührung tritt. Dadurch entsteht eine hohle Säule, welche den Achsenzylinder-Fortsatz allseitig umschliesst. Die Zellsäule bildet den sogen. „Innenkolben", während das peripher liegende Lamellensystem als „Aussenkolben" bezeichnet wird.

Die Kolbenkörperchen finden sich nicht nur überall in der Haut, sondern sind auch in den verschiedensten Organen der grossen Körperhöhlen zahlreich verbreitet. Man hat sie z. B. im Mesenterium, Mesokolon, im Pankreas und in der Porta hepatis der Katze nachgewiesen, ferner in den Mesenterialdrüsen, in der Glandula submaxillaris, in der Haut des Katzen-

---

1) Da gerade die niedersten Säugetiere die Haarscheiben in der ausgebildetsten Form besitzen, so ist es wahrscheinlich, dass sie nicht erst im Säugetierstamm entstanden, sondern bereits von den Vorfahren der Säuger auf diese vererbt sind. Der Gedanke liegt sehr nahe, sie mit den ähnlich gebauten Nervenendapparaten (Tastflecken) der Reptilien und Amphibien zu vergleichen.

Die Haarbezirke sind nach Pinkus morphologische Äquivalente der Reptilienschuppen. In beiden liegen die zugehörigen Nervenendapparate am Hinterrande der betr. Organe. Die Schuppenpapille der Reptilien entspricht dem bindegewebigen Teil des Haarbezirks der Säugetierhaut.

Die Schuppe der Säugetierhaut ist infolgedessen niemals ein einfaches Homologon der Reptilienschuppe, sondern entspricht stets nur einem Teil von ihr.

Die Stelle, wo im Haarbezirk des Säugetiers das Haar zur Entfaltung kommt, d. h. also das Gebiet zwischen Scheibe und Schuppenrudiment, zeigt in der Reptilienhaut noch keine Differenzierung. Mit anderen Worten: das Säugetierhaar hat im Gebiet der Reptilienschuppe kein Homologon, sein Platz ist leer, und ganz dasselbe gilt auch für die Haarpapille, welche mit der Schuppenpapille nicht vergleichbar ist. Von jener ist in der Reptilienschuppe ebensowenig wie vom Haar eine Spur vorhanden.

Digitized by Google

schwanzes und im Ligt. interossum des Unterschenkels verschiedener Tiere.

Keine Stelle der Vogelhaut entbehrt dieser Organe vollständig, besonders deutlich sind sie aber am Schnabel, an den Konturfedern, an der Brust, sowie an den Schwanz- und Schwungfedern entwickelt; doch finden sie sich auch in der Vogelzunge, in den Gelenken und zwischen den Muskeln der Vögel, sowie in der Conjunctiva der verschiedensten Säuger und Vögel, in den Faszien und Sehnen, im Vas deferens, Corpus cavernosum penis et urethrae, im Periost, im Perikard und in der Pleura, in der Glans penis et clitoridis, in der Flughaut der Fledermäuse etc. etc.

Die Grösse der Körperchen schwankt bei einem und demselben Individuum ausserordentlich, stets aber liegen dieselben, im Gegensatz zu den Tastzellen, Tastflecken und Tastkörperchen, in den tieferen Lagen der Lederhaut, im Panniculus adiposus, resp. in dem interstitiellen Bindegewebe im Innern des Körpers; sie umgeben sich mit um so mehr Kapselhüllen, je weiter sie in die Tiefe rücken.

Bei allen Tastzellen, Tastkörperchen und Kolbenkörperchen handelt es sich um Organe des Tast- und Druckgefühls.

Auf eine endgültige Eruierung der die Temperaturempfindungen vermittelnden Nervenendigungen muss man wohl verzichten, es ist jedoch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass dabei sowohl die Tastzellen, als auch die in der Epidermis mit häufigen varikösen Anschwellungen besetzten, frei endigenden Nervenfasern in Betracht kommen mögen. Solche freie Nervenendigungen finden sich in der Haut aller Vertebraten von den Cyklostomen bis zu den Mammalia. Stets handelt es sich dabei um einen baumartig verzweigten, interzellularen Verlauf und nirgends ist ein direkter Übergang zwischen Epithelzelle und Nerv nachgewiesen.

Geruchsorgan.

Der Lobus olfactorius stellt, wie bereits erwähnt, eine Verlängerung des sekundären Vorderhirns (Telencephalon) dar, dessen Ventrikel sich vorübergehend oder dauernd in denselben fortsetzen kann. Er bleibt zuweilen mit der Hemisphärenmasse in breitester Verbindung, oder rückt mehr oder weniger weit davon ab (Fig. 165) und führt so zur Bildung des **Tractus olfactorius**, der an seinem Ende eine kolbige Anschwellung trägt (**Bulbus olfactorius**) (vergleiche auch die verschiedenen Hirnbilder), und welcher somit ebenfalls noch unter den Gesichtspunkt eines Hirnteiles fällt.

Mit dem Bulbus verbindet sich dann erst der eigentliche Riechnerv in Gestalt einer grösseren oder geringeren Zahl von **„Filamenta olfactoria"**, welche sich jederseits entweder zu einem oder zu zwei mehr oder weniger voneinander getrennten Bündeln [1])

[1]) Vergl. später das Geruchsorgan der Amphibien.

Digitized by Google

zusammenschliessen. Die einzelnen Riechfäden verlassen den Schädelraum entweder getrennt durch eine sogenannte Siebmembran (Lamina cribrosa), oder durch zwei grössere Öffnungen. Letzteres gilt z. B. für alle Amphibien, mit Ausnahme von Menopoma (Wiedersheim), für alle Reptilien und Vögel mit Ausnahme von Apteryx und Dinornis. Von den Mammalia gehört, wie oben schon erwähnt, nur Ornithorhynchus hierher. Alle übrigen Mammalia besitzen eine Lamina cribrosa.

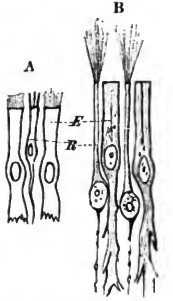


Fig 204. Epithel der Riechschleimhaut, A von Petromyzon Planeri, B von Salamandra atra. *E* Epithelzellen, *R* Riechzellen.

Die Filamenta olfactoria entstehen in engstem Konnex mit der Bildung der primitiven Geruchsgruben, welche sich während der Ontogenese oberhalb der Mundspalte in bilateral symmetrischer Weise einsenken. Das auskleidende Epithel, ein Derivat des äusseren Keimblattes, organisiert sich zum „primären Riech-Ganglion", von dessen Einzelelementen, welche sich wie bipolare Ganglienzellen verhalten, die Riechfäden zentripetal auf dem direktesten Wege gegen das Gehirn vorwachsen. Hier umfassen sie mit ihrem zentralen Ende den Riechlappen kelchartig, dringen ins Vorderhirn ein und verbinden sich endlich mit Rindenzellen.

Riechzelle und Riechfaden bilden somit eine organische Einheit und erinnern durch dieses, unter sämtlichen Sinneszellen der Vertebraten einzig dastehende und auf einen phylogenetisch primitiven Zustand hinweisende Verhalten, an gewisse Hautsinnesorgane wirbelloser Tiere (Würmer und Mollusken). Es handelt sich also dabei noch um uralte primäre Sinneszellen, d. h. um wahre Neuroepithelien, welchen man die übrigen Sinneszellen, bei welchen es sich nur um ein appositionelles Verhältnis zwischen Nerv und Zelle handelt, als sekundäre Sinneszellen gegenüber stellen kann (G. Retzius).

Wie Fig. 204 zeigt, stellen die entwickelten Riechzellen lange, stabförmige Elemente dar, die an ihrem freien Ende einen Haarbesatz tragen und an der Stelle des grossen Kernes eine starke Auftreibung zeigen. An ihrem zentralen Ende setzen sie sich je in einen Nervenfaden fort. Zwischen den Riechzellen stehen Isolations- oder Stützzellen, welche einem und demselben epithelialen Mutterboden entstammen, wie die Riechzellen selbst. Dazu können auch noch Flimmerzellen kommen.

Aus dem über die Entwickelungsgeschichte des Riechorganes Mitgeteilten erhellt, dass dasselbe unter den für ein Sinnesorgan denkbar günstigsten Bedingungen entsteht, allein von einem klaren Einblick in seine Urgeschichte sind wir noch weit entfernt. Wenn auch der Gedanke an eine Ableitung von Hautsinnesorganen sehr nahe liegt, so lässt sich doch ein direkter Beweis hierfür bis jetzt nicht erbringen, und die Schwierigkeiten mehren sich noch im Hinblick auf die zweifelhafte physiologische Rolle, welche das Organ bei

Digitized by Google

wasserlebenden Tieren, wie vor allem bei Fischen, zu spielen berufen ist.

Mit Sicherheit lässt sich indessen der Satz aussprechen, dass bei Wassertieren von einer Geruchsempfindung im Sinne der luftatmenden Tiere, und speziell der „makrosmatischen" (s. später) unter denselben, keine Rede sein kann.

Hinsichtlich der „Geruchsempfindung" der Wassertiere verweise ich auf die Ausführungen von W. Nagel, der seine Stellung zu dieser Frage durch den Ausdruck „chemisches Sinnesorgan" kundgibt[1]).

Von den Amphibien an, wo die Luftatmung durchgeführt erscheint, treten in der Riechhöhle drüsige Elemente auf, welche für die notwendige Befeuchtung der Nasenschleimhaut sorgen. Das Geruchsorgan der Fische zeigt in der Regel eine höchst einfache, blindsackartige Form, allein schon von den Dipnoërn an kommt es zu einer Verbindung mit der Mundhöhle, so dass man jetzt vordere (Nares) und hintere Nasenlöcher (Choanen) unterscheiden kann. Damit wird ein Weg geschaffen, durch welchen die Luft einerseits zum Hintergrund der Riechhöhle, andererseits zur Mundhöhle und von hier aus zum Tractus respiratorius gelangen kann. Dementsprechend unterscheidet man am Geruchsorgan luftatmender Tiere eine Pars olfactoria und eine Pars respiratioria[2]).

a) Fische.

Bei **Amphioxus** ist die oben (s. das Gehirn) schon erwähnte, dem Vorderende des zentralen Nervensystems linkerseits und dorsalwärts aufsitzende Wimpergrube, zu der ein unpaarer Nerv tritt, als Geruchsorgan zu deuten.

Bei **Petromyzonten** und **Myxinoiden** stellt das Riechorgan einen dicht vor dem Schädelkavum gelagerten, äusserlich unpaaren Sack dar, welcher durch eine mehr oder weniger lange, kaminartige Röhre auf der Dorsalfläche des Vorderkopfes ausmündet und knorpelige Stützen vom Cranium erhält.

Dass das Geruchsorgan von Petromyzon ab origine paarig ist und die paarige Natur dauernd bewahrt, wird durch die Entwickelungsgeschichte bestätigt, insofern sich bei Petromyzontenlarven von 4 cm Länge das Organ als ein paariges Säckchen darstellt, das dorsal

[1]) In vergleichend histologischer Beziehung muss scharf betont werden, dass zwischen den Geschmacksknospen und den Riechzellen prinzipielle Unterschiede bestehen, und dass jene Bildungen, die bei Fischen (Blaue) und Säugern (Disse) als „Geruchsknospen" beschrieben worden sind, mit den Geschmacksorganen nicht homologisiert werden können.

[2]) Die hinteren Nasenlöcher, d. h. die primitiven Choanen, kommen so zustande, dass sich die bei Selachiern (Fig. 206 A) schon angedeuteten und auch bei Ceratodus-Embryonen vorhandenen Furchen, welche sich von den äusseren Nasenlöchern median- und rückwärts gegen die Oberlippe, bezw. sogar bis zur Mundspalte (Roehen und Holocephalen) herabziehen, später in ihrem Mittelstücke durch klappenartige Hautfalten zu einem Kanale abschliessen, welcher vom Wasser durchströmt wird. Die Bildung der primitiven Choanen der höheren Vertebraten und speziell der Säuger erfolgt durch Verschmelzung des sogen. medialen und lateralen Nasenfortsatzes, unter sekundärer Durchbrechung der den Grund des Nasenblindsackes ursprünglich vom Cavum oris scheidenden sogen. Membrana buconasalis. Dadurch wird also der Nasenblindsack an seinem hinteren Ende eröffnet. Bei Säugern existiert somit keine primäre Verbindung zwischen Cavum nasale und Cavum orale, d. h. keine Nasooralrinne.

Digitized by Google

dem Nasen-Gaumengang (bezw. in diesem Stadium noch dem Hypophysenkanal) aufsitzt. Die Säckchen stossen in der Mittellinie unter Bildung einer mässig hohen Leiste zusammen. Später rücken sie immer weiter auseinander, und jetzt erst bildet sich vom indifferenten Epithel des Nasengaumenganges aus ein echtes Septum, das sich scharf gegen die Riechsäcke abgrenzt und als mächtige Falte von der dorsalen Seite aus einragt.

Im Laufe der weiteren Entwickelung kommt es dann zu zahlreichen, gegen das Innere vorspringenden Falten, auf deren Kuppen sich durchweg indifferentes geschichtetes Epithel findet. Im Bereich dieses Epithels, aber auch an den Seitenteilen der Falten, finden sich tonnenförmige Sinnesknospen (Lubosch).

Jene von der Dorsalseite einragende grösste mediane Falte verwächst später mit dem Boden und dadurch wird die definitive Zweiteilung des Geruchsorgans von Petromyzon zustande gebracht[1]).

Bei Myxinoiden ist die unpaare Nasenröhre lang, durch Knorpelringe gestützt und öffnet sich durch einen langen Ductus nasopalatinus in die Mundhöhle; bei Ammocoetes und bei Petromyzon bleibt sie nach hinten blind geschlossen.

Über die nahen Lagebeziehungen der Anlage des Riechorgans zur Hypophysenanlage vergl. Fig. 205.

Bei **Selachiern** nimmt das Geruchsorgan eine den ausgebildeten Cyklostomen gegenüber geradezu entgegengesetzte (primitive) Lage ein, nämlich an der Unterfläche der Schnauze. Es ist von hier an durch die ganze Wirbeltierreihe hindurch auch äusserlich paarig und kann weiterhin von seiten des Kopfskelettes eine mehr oder weniger vollständige, knorpelige oder knöcherne Umhüllung erhalten.

Von den **Ganoiden** an treffen wir das Geruchsorgan stets in denselben Lagebeziehungen zum Schädel, nämlich zwischen Auge und Schnauze, entweder seitlich oder mehr dorsal gelagert. Im Laufe ihrer Entwickelung zerfällt jede äussere Nasenöffnung der Ganoiden durch einen auswachsenden Hautlappen in zwei Abteilungen, eine vordere und eine hintere. Die vordere liegt — und Ähnliches gilt auch für **Teleostier** — häufig auf der Spitze einer tentakelartigen, von Flimmerzellen ausgekleideten Röhre, und der Abstand zwischen ihr und der hinteren Öffnung ist ein ausserordentlich wechselnder, je nach der schmäleren oder breiteren Anlage der soeben erwähnten Hautbrücke (Fig. 206). So kommt auch hier ein von Wasser durchströmter Hohlraum zustande, allein derselbe ist, im Gegensatz zu den Selachiern, dem Mundeingang entrückt und von einer Nasolabialrinne ist nichts mehr wahrzunehmen.

---

[1]) Schwer zu erklären sind die während der Ontogenese bei Ammocoetes schon sehr frühzeitig vom Grund der Nasensäckchen aussprossenden blinden Ausstülpungen, die anfangs mit dem Nasenlumen kommunizieren, später sich aber davon lösen und sich zu follikelartigen Gebilden transformieren, welche zu Beginn der Metamorphose mächtige Konvolute bilden. Sie sind mit Sekret gefüllt, und die späteren Nachschübe entstehen bereits ausser Konnex mit der Riechschleimhaut als geschlossene Follikel. Die Entwickelung des Organs trägt alle Charaktere eines rudimentären Organes, das bei den Vorfahren der Petromyzonten einst mit dem Riechorgan in offener Verbindung gestanden haben muss.

Digitized by Google

Die Schleimhaut des Riechsackes der Fische erhebt sich stetzu einem mehr oder weniger komplizierten System von Falten, die entweder eine quere, radiäre, rosettenartige oder longitus

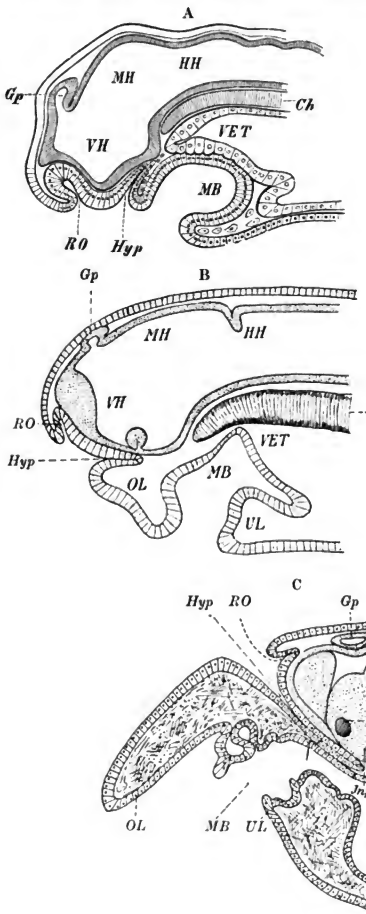


Fig. 166 A, B, C. Medianschnitte durch den Kopf von drei verschiedenen Entwickelungsstufen einer Larve von Petromyzon Planeri (Ammocoetes), zum grössten Teil nach Kupffer und Dohrn. Man ersieht daraus, wie unter allmählichem Anwachsen der gewaltigen Oberlippe die olfactorio-hypophyseale Bucht aus einer ursprünglich ventralen Lage nach oben, dorsal, verschoben wird.

Ch Chorda dorsalis, *Chiasm.* Chiasma opt., *Gp* Glandula pinealis, *HH* Hinterhirn, *Hyp* Bucht der Hypophyse, *Inf* Infundibulum, *MB* Mundbucht, *MH* Mittelhirn, *OL* Oberlippe, *RO* Riechorgan, *UL* Unterlippe, *VET* Vordere Entodermtasche, *VH* Vorderhirn, *VOD* Vorderdarm.

Digitized by Google

dinale (im Sinne der Schädelachse) Anordnung besitzen können. Auf ihnen findet neben Flimmerzellen die Ausbreitung geruchperzipierender Elemente statt.

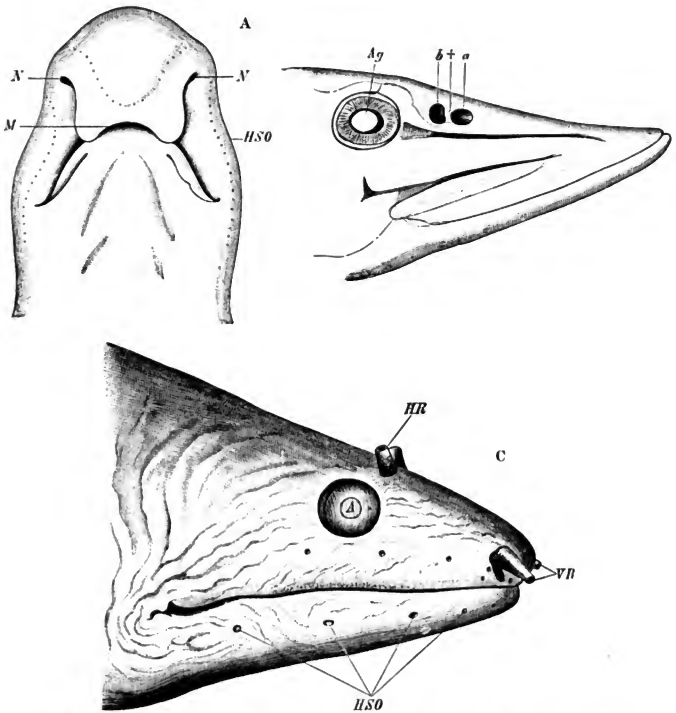


Fig. 206 **A.** Ventrale Ansicht des Kopfes von Scyllium canicula. *HSO* Hautsinnesorgane, *M* Mundeingang, *N, N* äussere Nasenöffnung. **B** Seitliche Ansicht eines Hechtkopfes. *Ag* Auge, *a* und *b* vordere und hintere Öffnung der Geruchsgrube, † Hautfalte, welche *a* und *b* trennt. **C** Seitliche Ansicht des Kopfes von Muraena Helena. *A* Auge, *HSO* Hautsinnesorgane, *VR, HR* vordere und hintere Riechröhre

Eine besonders hohe, ja vielleicht die höchste Entwickelung in der ganzen Reihe der Fische erreicht das Geruchsorgan von Polypterus bichir. Hier begegnet man einer Art Vorhöhle, von der aus man erst in die eigentliche Riechhöhle

Digitized by Google

gelangt. Letztere stellt keine einfache, sackförmige Einsenkung dar, sondern besteht aus sechs, durch komplizierte Septa voneinander getrennten und um eine zentral liegende Spindel radienförmig gruppierten Fächern. Der Querschnitt erscheint dementsprechend wie der einer Pomeranze.

In schroffem Gegensatz zu Polypterus steht das Geruchsorgan gewisser Teleostier, nämlich einiger Vertreter aus der Familie der Plectognathi Gymnodontes. Hier unterliegt das Organ den allerverschiedensten Graden der Rückbildung bis zu fast völligem Schwund (Wiedersheim).

b) Dipnoër.

Bei Dipnoërn begegnet uns ein vom eigentlichen Schädel wohl differenziertes Nasenskelett. Es besteht bei Protopterus aus einem dicht unter der äusseren Haut liegenden, hyalinknorpeligen Gitterwerk, dessen Seitenpartien medianwärts durch ein starkes, durchaus solides Septum vereinigt werden. Der Boden der Nasensäcke wird zum grössten Teil vom Pterygopalatinum, sowie von Bindegewebe und nur zum allerkleinsten Teil aus Knorpelgewebe gebildet.

Die Riechschleimhaut zeigt ein kompliziertes Faltensystem, und es handelt sich dabei um eine Anzahl von Querfalten, welche durch Längsfalten verbunden werden. In seinem allgemeinen Verhalten erinnert das Riechorgan der Dipnoër am meisten an dasjenige der Selachier. Im Gegensatz zu letzteren aber besitzt es, wie schon erwähnt, nicht nur vordere, sondern auch hintere Nasenlöcher. Die vorderen öffnen sich unter der Oberlippe und können so bei geschlossenem Munde nicht gesehen werden, die hinteren münden etwas weiter rückwärts in die Mundhöhle[1]).

c) Amphibien.

In engem Anschluss an das Geruchsorgan der Dipnoër steht dasjenige der Ichthyoden. Es liegt seitlich am Vorderkopf in Form einer nahezu soliden (Siren lacertina) oder netzartig durchbrochenen Knorpelröhre (Menobranchus und Proteus) dicht unter der äusseren Haut, ohne irgend welchen Schutz von seiten des knöchernen Kopfskelettes zu erfahren.

Der Boden des Nasensackes ist grösstenteils fibrös. Im Innern erhebt sich die Riechschleimhaut, ganz ähnlich wie bei Cyklostomen und Prolypterus, in zahlreichen radiär stehenden Falten, ein Verhalten, das uns hier zum letztenmal unter den Wirbeltieren begegnet.

[1]) Die eigenartige Lage der vorderen Nasenöffnungen hat eine physiologische Bedeutung; wenigstens steht dies für Protopterus ausser Zweifel. Dieser Dipnoër macht nämlich in der wasserlosen, heissen Jahreszeit einen Sommerschlaf durch, wird lungenatmend und erhält während dieser Periode die Luftzufuhr durch eine Röhre, welche aus der Substanz des Kokons besteht, in welchen das Tier eingekapselt ist, und welche zwischen beiden Lippen hindurch in die Mundhöhle mündet. Die für die Anfeuchtung der Riechschleimhaut notwendige Flüssigkeit wird von Becherzellen geliefert, welche die Wand beider Nasenöffnungen auskleiden (W. N. Parker) (vergl. das Integument).

Digitized by Google

Bei den höheren Amphibien vollzieht sich unter immer vollständigerer Einverleibung des Riechorgans in die Gesamtheit des Kopfes und in Anpassung an die zweite Funktion der Nasenhöhle als Respirations-, d. h. als Luft-Weg eine namentlich in der Pars respiratoria derselben sich ausprägende Entfaltung des Nasenlumens. Die weitere Fortbildung desselben findet aber bei Anuren und Urodelen in einer ganz eigenartigen und charakteristischen Weise, nämlich dadurch statt, dass die primitive Geruchsplatte mit dem Mundepithel in Verbindung tritt. Dies geschieht so, dass die Geruchsplatte einen zunächst soliden Zapfen bildet, der mit dem Mundhöhlenepithel aufs Innigste verwächst. Erst nach dem Eintritt dieser Verschmelzung bricht das Nasenlumen sekundär in die Mundhöhle durch. Dieser Durchbruch erfolgt kaudal von der Rachenmembran, also in den entodermalen Teil der Mundhöhle, während bei den Amnioten — und dies ist sehr bemerkenswert — die Choane im ektodermalen Teile liegt. Im übrigen erfolgt die Bildung des Nasenlumens bei Anuren, Urodelen und Gymnophionen in einzelnen Punkten wieder in verschiedener Weise, und ich verweise hinsichtlich der dabei sich abspielenden Vorgänge auf die Arbeit von V. Hinsberg. Hier sei daraus nur folgendes bemerkt. Während man bei Anuren schon frühzeitig ein „dorsales", ein „mittleres" und ein „ventrales" Lumen unterscheiden kann, ist bei allen darauf näher untersuchten Urodelen von Anfang an ein einheitliches Lumen vorhanden, bei beiden aber wird das Cavum nasale später noch durch Blindsackbildungen kompliziert, bei den Anuren, und wie ich gleich hinzufügen will, auch bei den Gymnophionen, in ungleich ausgedehnterem Masse, als bei den Urodelen. Ein zunächst entstehender, von Sinnesepithel ausgekleideter unterer (ventraler) Blindsack verharrt bei Anuren zeitlebens in dieser Lage, während er bei Urodelen ganz auf die laterale Seite herüberwandert. Bei beiden bildet sich apikalwärts vom unteren Blindsack eine Ausbuchtung der lateralen Wand, die bei den Anuren zum seitlichen Blindsack wird, während sie sich bei den Urodelen nur zu einer Rinne entwickelt. In dieselbe mündet bei beiden der Tränenkanal. Kaudalwärts vom unteren Blindsack entsteht bei beiden, jedoch viel stärker ausgeprägt bei Anuren, die seitliche Nasenrinne, welche, sekundär mit dem unteren Blindsack verschmelzend, sich in die sogen. Gaumenrinne fortsetzt.

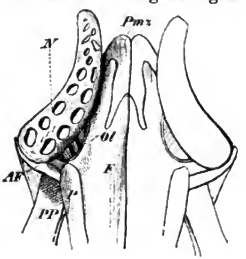


Fig. 207. Riechorgan von Menobranchus lat., von der Dorsalseite. *AF* Antorbitalfortsatz, *F* Frontale, *N* Riechsack, *Ol* Olfactorius, *P* Fortsatz des Parietale, *PP* Pterygopalatinum, *Pmx* Praemaxillare.

Auch bei den Gymnophionen gestaltet sich das Cavum nasale zu einem komplizierten Höhlen-, Rinnen- und Spaltensystem. Gleichwohl aber kann man auch hier eine mediale dorsale Haupt- und eine laterale ventrale Nebenhöhle unterscheiden. Erstere ent-

Digitized by Google

spricht dem dorsalen Blindsack der Anuren, letztere, welche aus dem unteren Blindsack und einer Ausbuchtung der lateralen Wand hervorgeht, dient wesentlich dem Exspirationsstrom und ist, weil sie ihrer grössten Ausdehnung nach vom Os maxillare umschlossen wird, von G. Born bei Anuren als primäre Kieferhöhle bezeichnet worden (Fig. 208).

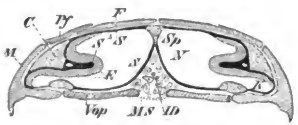


Fig. 208. Querschnitt durch die Riechhöhlen von Plethodon glutinosus. *C* hyalinknorpeliger Teil der Concha nasalis, *F* Frontale, *ID* Intermaxillardrüse, ventralwärts von der Mundschleimhaut (*MS*) begrenzt, *K* Kieferhöhle, *M* Maxilla, *N* Haupthöhle der Nase, *Pf* Praefrontale, *S*, *S* Riechschleimhaut, S^1 fibröser Teil der Concha nasalis, welche das Riechepithel *E* weit in die Nasenhöhle vorstülpt, *Sp* Septum nasale, *Vop* Vomero-palatinum.

Bei gewissen Gymnophionen schnürt sich die Kieferhöhle von der Haupthöhle ganz ab und erhält einen besonderen Zweig des Olfactorius, so dass man hier also jederseits zwei getrennte Nasenhöhlen mit je zwei Riechnerven[1]) zu unterscheiden hat (vergl. später das Jakobsonsche Organ) (Wiedersheim).

Während bei den Anuren die äusseren Nasenöffnungen von Anfang an an der lateralen Kopfseite liegen, gelangen sie bei den Urodelen erst sekundär dahin, d. h. sie machen eine auf bestimmten Wachstumsverhältnissen des Vorderkopfes beruhende Verschiebung und Lageveränderung durch. Diese Wanderung der äusseren Nasenöffnung bedingt, da die Choane ihren ursprünglichen Platz beibehält, eine Drehung des Geruchsackes um seine Längsachse. — Die mit dem Schwinden des Hornkieferapparates verknüpfte Umbildung des ganzen Kopfes hat bei Anuren eine Wachstumsbehinderung in dorso-ventraler Richtung zur Folge und veranlasst eine stärkere Entfaltung in transversaler und apico-kaudaler Richtung.

Ein weiterer, neuer Erwerb der terrestrischen Amphibien sind die unter der Riechschleimhaut gelegenen diffusen und auch zu grösseren, einheitlichen Organen vereinigten **Drüsen.** Sie münden entweder direkt in die Nasenhöhle und bewirken hier mit ihrem Sekret eine für die Sinnesepithelien unentbehrliche, bei Fischen, Ichthyoden und Amphibienlarven noch durch das äussere Medium geleistete Anfeuchtung der Mukosa, oder sie entleeren ihr Sekret in den Rachen, beziehungsweise in die Choanen. Letztere liegen stets ziemlich weit vorne am Gaumen und werden daselbst grösstenteils vom Vomer und wohl auch vom Palatinum umrahmt.

Endlich ist noch des **Tränennasenganges** zu gedenken, welcher, vom vorderen Winkel der Orbita ausgehend, die laterale Nasenwand durchsetzt und somit von der Oberkieferseite her in das Cavum nasale ausmündet. Er leitet die Tränenflüssigkeit aus dem

[1]) Andeutungen einer Spaltung des Riechnerven finden sich auch bei Pipa, Spelerpes und Salamandrina. Auch bei Selachiern, und namentlich auch bei Dipnoërn, lässt sich ein doppelter Ursprung des Riechnerven konstatieren, und das Gleiche beobachtet man in der Reihe der Reptilien. Es handelt sich dabei offenbar um ein sehr primitives Verhalten, in dessen Wesen man aber noch keinen befriedigenden Einblick besitzt.

Digitized by Google

Konjunktivalsack des Auges in die Nasenhöhle und entsteht bei allen Vertebraten, von den Salamandrinen an, als eine von der Epidermis sich abschnürende und in die Kutis einwachsende Epithelleiste, welche sich erst sekundär höhlt. Auch die Gymnophionen besitzen einen Tränennasengang, während ein solcher Proteus und Siren fehlt. Über die als Öffner und Schliesser der Nasenlöcher bei Amphibien wirkenden Muskeln vergl. das Kapitel über die Hautmuskeln.

d) Reptilien.

Das bei Fischen **seitlich**, bei den Amphibien dagegen gerade **vor** dem Gehirn liegende Geruchsorgan wird von den Repitilien an aufwärts mehr und mehr vom Gehirn überwachsen und schiebt sich, wie bei der Anatomie des Schädels bereits erörtert wurde, infolgedessen unter gleichzeitiger Herausbildung eines sekundären Gaumens und unter Vorwachsen des Gesichtsschädels,

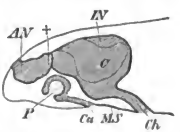


Fig. 209. Schematische Darstellung des Geruchsorganes einer Eidechse, Sagittalschnitt. *AN, IN* äussere und innere Nasenhöhle, *C* Muschel, *Ca* Kommunikation des Jakobson'schen Organes mit der Mundhöhle, *Ch* Choane, *MS* Mundschleimhaut, *P* Papille des Jakobson'schen Organes, † röhrenartige Verbindung zwischen beiden Nasenhöhlen.

scheinbar **unter** die Hirnkapsel hinunter. Wie bei Amphibien, so lässt sich auch bei Reptilien ein mehr lateral, oder auch basal (Schildkröten) liegender respiratorischer und ein medialer, olfaktorischer Abschnitt der Nasenhöhle unterscheiden.

Das komplizierteste Riechorgan unter allen Reptilien besitzen die Krokodilier; einfacher gebaut ist dasjenige mancher Chelonier, der Saurier, Scinke und Ophidier. Die drei letzteren können, da sie hierin keine prinzipiellen Abweichungen erkennen lassen, zusammen betrachtet werden und sollen ihrer einfachen Verhältnisse wegen zuerst zur Sprache kommen.

Die ungleich vertikaler als bei Amphibien entfaltete Nasenhöhle zerfällt bei den Reptilien in zwei Abteilungen, eine äussere und eine innere. Erstere, welche aus der Eingangspartie zur Nasenhöhle der Amphibien herausentwickelt gedacht werden muss, und die nach Lage, Ausdehnung und Form bei den verschiedenen Gruppen sehr wechselt, kann man als Vorhöhle, die innere dagegen als eigentliche Nasenhöhle, oder als Riechhöhle bezeichnen (Fig. 209 *AN, IN*); nur letztere ist mit Sinneszellen ausgestattet, erstere dagegen zeigt sich mit gewöhnlichem, epidermoidalem Plattenepithel, welchem becherartige Zellen beigemischt sein können, belegt und ist gänzlich drüsenlos. Nach aussen von der epithelialen Schicht liegen Muskelelemente und kavernöses Gewebe.

Digitized by Google

Von der Aussenwand der inneren Nasenhöhle springt eine grosse, medianwärts leicht umgerollte **Muschel** weit ins Lumen herein, und diese ist auch bei Ophidiern, welchen eine eigentliche Vorhöhle abgeht, gut entwickelt (Fig. 210 bei *C*). Bei dieser Muschel — und dies gilt für alle nasalen Muschelbildungen — kommt das Skelett primär gar nicht in Betracht, denn jene Wülste sind längst vor dem Skelett in der Ontogenese schon vorhanden (K. Peter).

Die Muschel der Amphisbaeniden ist sehr einfach gestaltet und auf niederem Entwickelungszustand stehen geblieben. Wie bei anderen Reptilien, so handelt es sich auch bei den Amphisbaeniden noch um eine an die Amphibien erinnernde Vor- und Hintereinanderlagerung der Vor- und Haupthöhle der Nase (E. Fischer).

Im Innern der Muschel liegt eine grosse, deren Form wesentlich bedingende Drüse,[1]) welche auf der Grenze von Höhle und Vorhöhle ausmündet. Sie entspricht der stark entwickelten Glandula nasalis superior der Urodelen. Unter der Muschel mündet der Tränennasengang; doch kann dieser auch am Dache der Rachenhöhle (Ascalaboten) oder in die Choane ausmünden (Ophidier).

Aus dem die Muschel umschliessenden Hohlraum zieht sich eine Verbindung in die Mundhöhle hinab, wodurch die Choanen zustande kommen, welche bei den meisten Lacertiliern noch ziemlich weit vorne am Dache der Mundhöhle ausmünden (ähnlich wie bei Amphibien).

Bei den Schildkröten begegnet man einem ebenso komplizierten als wechselnden Verhalten der Nasenkapsel. So zerfällt sie z. B. bei den Seeschildkröten jederseits in zwei übereinander liegende Gänge, die aber des durchbrochenen Septums wegen unter sich in Verbindung stehen. Im Gegensatz zu dem verhältnismässig drüsenarmen Riechorgan der Saurier und Ophidier ist dasjenige der Chelonier durch einen ungewöhnlichen Drüsenreichtum ausgezeichnet.

Bei den Krokodiliern tritt die oben erwähnte Verschiebung der Riechhöhle nach abwärts und rückwärts am schärfsten hervor, und dadurch werden die Nasengaumengänge sehr verlängert, so dass die Choanen ganz hinten am Gaumen ausmünden[2]) (vergl. das Kopfskelett). Zugleich zerfällt hier das Cavum nasale in seinem hinteren Bezirk ebenfalls in zwei übereinanderliegende Räume, wovon der obere die eigentliche, von Sinnesepithelien ausgekleidete Riechhöhle, der untere dagegen nur eine Pars respiratoria darstellt. Mit der Nasenhöhle stehen gewisse Nebenräume in Verbindung, welche aber nur die Bedeutung von Lufträumen haben. Eine grosse, acinöse, zwischen dem knorpeligen Dach der Nasenhöhle und den Belegknochen (Praemaxillare, Maxillare und Nasale) liegende Drüse mündet bald mit einem, bald mit zwei Ausführungsgängen jederseits vom Septum nasale am hintersten Ende der äusseren Nasenlöcher.

Wie bei den übrigen Reptilien, so findet sich auch bei den Krokodiliern nur eine einzige echte Muschel, lateralwärts davon

---

1) Bei Hatteria fehlt die Drüse; es handelt sich um ein einfaches Hohlorgan.

2) Hinsichtlich der Länge der Choanengänge halten die Chelonier die Mitte zwischen Lazertiliern und Krokodiliern.

Digitized by Google

liegt aber noch eine zweite Prominenz, die man als Pseudoconcha bezeichnet, und deren morphologischer Wert vorläufig nicht festzustellen ist. Vielleicht entspricht sie der oberen Muschel der Vögel.

e) Vögel.

Wie den Sauriern, so kommt auch allen Vögeln eine tiefer liegende, von Pflasterepithel ausgekleidete Vorhöhle und eine eigentliche, höher gelegene Riechhöhle zu.

Ausser der von den Reptilien her vererbten Muschel (Maxilloturbinale), die gewöhnlich als die mittlere Nasenmuschel der Vögel bezeichnet wird, ist noch eine mit dem Nasoturbinale der Säuger vergleichbare Bildung, die sogenannte obere Nasenmuschel, vorhanden. Dazu kommt noch eine, aus indifferentem Epithel entstehende Bildung eigener Art, welche in der Vorhöhle der Nase ihre Lage hat und deshalb Concha vestibuli genannt wird (K. Peter).

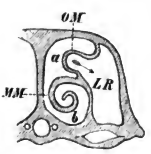


Fig. 210. Querschnitt durch die rechte Nasenhöhle des kleinen Würgers. *a* oberer, *b* unterer Nasengang, *LR* Luftraum, der sich in die obere Muschel fortsetzt und diese vorbaucht, *OM*, *MM* obere und mittlere Muschel.

Die mittlere Muschel besitzt in postfetaler Zeit kein Riechepithel mehr, und die obere rückt im Laufe der Ontogenese immer weiter nach hinten von der mittleren Muschel. Letztere unterliegt zahlreichen Variationen nach Form und Grösse. Entweder stellt sie nur einen mässigen Vorsprung dar, oder rollt sie sich mehr oder weniger (bis zu drei Umgängen) auf. Unten und vorne von ihr mündet der Tränennasengang aus. Über die Möglichkeit ihrer Parallelisierung mit der Muschel der Urodelen und Reptilien kann kein Zweifel existieren.

Die ziemlich weit nach hinten liegenden Choanen stellen enge Spalten dar, in deren Grund die Nasenscheidewand sichtbar wird.

Die sogen. äussere Nasendrüse der Vögel liegt nicht im Bereich des Oberkiefers, sondern auf den Stirn- oder Nasenbeinen, längs des oberen Randes der Orbita. Sie wird vom I. und II. Trigeminus versorgt und entspricht der seitlichen Nasendrüse der Saurier.

f) Säuger.

Durch eine viel bedeutendere Entfaltung des Gesichtsschädels gewinnt bei Säugern das Cavum nasale an Tiefe und Höhe, und dadurch ist der Ausbreitung des sogen. Siebbeinlabyrinths, einer neuen Errungenschaft den niederen Vertebraten gegenüber, ein viel freierer Spielraum gegeben. Das Siebbein erzeugt nämlich eine Menge zelliger, wabiger, von Schleimhaut ausgekleideter Räume („Labyrinth"), so dass gegen das Cavum nasale herein die mannigfachsten, knorpelig-knöchernen Ausbuchtungen und Vorsprünge entstehen. So erreicht das Riechorgan der Säuger die höchste Entfaltung unter allen Vertebraten. Allein auch hier kann man einen oberen (hinteren), vertikal ausgedehnten, olfaktorischen

Digitized by Google

und einen unteren, respiratorischen Abschnitt des Nasenraumes unterscheiden [1]).

G. Schwalbe (1882) war der erste, der für die morphologische Beurteilung der Siebbeinregion die richtige Direktive gab. Er stellte der „unteren Muschel" (Maxilloturbinale), als einem Gebilde eigener Art, die übrigen Muscheln als Ethmoidalmuscheln oder Riechwülste gegenüber. Den „Agger nasi" der menschlichen Anatomie erklärte er für das Homologon des Nasoturbinale und wies ihm den Ethmoidalmuscheln gegenüber eine besondere Stellung an. Die „obere Muschel" des Menschen setzte er den zwei oberen, die „mittlere Muschel" den zwei unteren Riechwülsten der Säuger gleich, so dass sich also potentiell auch für den Menschen vier Ethmoidalmuscheln ergaben. Dass diese Annahme einer ursprünglich, d. h. beim Vormenschen, grösseren Muschelzahl vollauf berechtigt war, beweist die Entwickelungsgeschichte und haben auch die darauf

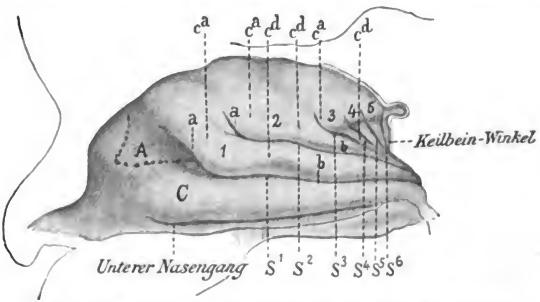


Fig. 211. Rechte Nasenseite eines menschlichen Embryos aus dem 9. bis 10. Monat mit sechs Hauptfurchen (S^1—S^6). Nach Killian. No. *4* erreicht fast, No. *5* und *6* erreichen den Keilbeinwinkel, d. h. sie liegen fast senkrecht zum Nasenboden. *a* und *b* entsprechen dem vorderen und hinteren Ast der Hauptfurchen, welche knieförmig ausgebogen sind. *1—5* die fünf Hauptmuscheln. Abgesehen von der ersten Muschel kann man an den übrigen, entsprechend dem Verlauf der Hauptfurchen einen auf- und absteigenden Schenkel unterscheiden (c^1, c^2). Letzterer ist die phyletisch jüngere Bildung.

basierenden zahlreichen, mit diesem Thema sich befassenden, die Schwalbe'sche Lehre weiter ausbauenden Arbeiten gezeigt (vergl. hierüber meine Schrift: Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit).

Das Material für den Muschelapparat der Säugetiere entstammt nach den Untersuchungen von K. Peter zwei verschiedenen Stellen, nämlich 1. der lateralen Nasenwand und 2. dem hinteren, oberen, septalen, d. h. dem medialen Abschnitt der Nasenhöhle.

In dem erstgenannten Bezirk entstehen das Maxillo- und das Naso-Turbinale, welche also zusammengehören, in dem

[1]) Über die Bildung der primitiven Choanen vergl. pag. 312 und 317.

Digitized by Google

zweiten Bezirk bilden sich die Ethmo-Turbinalia, welche sich zwischen die zwei ersteren mit ihrer Spitze einzwängen. Ihre Bildung setzt ungleich früher in der Embryonalzeit ein, als diejenige der lateralen Muscheln. Lateral von den Ethmoturbinalia und gedeckt von ihnen entwickeln sich die sogenannten Nebenmuscheln, die man als Conchae laterales s. obtectae bezeichnet und als Ektoturbinalia den medialen Endoturbinalia (Hauptmuscheln) gegenüberzustellen pflegt.

Die Ektoturbinalia nehmen also ihren Ursprung von den hinteren Partien der seitlichen Nasenwand und können deshalb im Gegensatz zu den vorderen seitlichen Nasenmuscheln (Maxillo- und Nasoturbinale) auch als hintere seitliche Muscheln unterschieden werden. Letztere sind als in der Reihe der Mammalia gemachte neue Erwerbungen aufzufassen, während

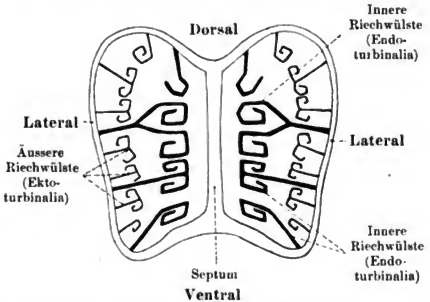


Fig. 212. Frontalschnitt durch das Cavum nasale eines Säugetieres, um die inneren und äusseren Riechwülste zu zeigen. Schema. Mit Zugrundelegung einer Abbildung von Paulli.

als Conchae laterales anteriores auch die Muschel der Saurier und Schlangen, sowie die beiden Muscheln in der eigentlichen Riechhöhle der Vögel anzusprechen sind.

Eine völlig isolierte Stellung nimmt, wie bereits oben erwähnt, die apikalwärts liegende Vorhofmuschel der Vögel (s. diese) ein, da sie, im Gegensatz zu sämtlichen übrigen Muschelbildungen in der Vertebraten-Reihe, nicht in der Zone des ursprünglichen Riechepithels, sondern aus indifferentem Epithel entsteht.

Entgegen der allgemein verbreiteten Annahme, dass die Causa movens für alle die genannten Muschelbildungen in den morphologischen Verhältnissen des betreffenden Skelettbezirkes zu suchen sei, ist K. Peter zu dem Resultat gekommen, dass von einer Beteiligung des Skelettes schon aus dem Grunde keine Rede sein kann, weil sich, worauf ich bereits früher schon hingewiesen habe, die knorpeligen Einlagen in den Muschelbildungen viel zu spät entwickeln, als dass sie für die Beurteilung des morphologischen Wertes derselben verwertet werden könnten. Letzterer ist vielmehr lediglich

Digitized by Google

nach der frühesten Genese der Weichteile zu beurteilen. Dabei handelt es sich nicht etwa um in das Cavum nasale einwachsende wulstartige Gebilde, sondern es dringen umgekehrt von der Nasenhöhle aus Epitheltaschen, resp. -lamellen in das Massiv der seitlichen Wandlungen hinein. So werden jene Muschelgebilde aus der lateralen Nasenwand gleichsam herausmodelliert (Legal, Schoenemann, Peter).

Was nun speziell das Maxilloturbinale betrifft, so besitzt es, wie bei Vögeln, so auch bei Säugetieren, kein Riechepithel mehr, sondern hat, in der Pars respiratoria des Cavum nasale liegend, einen Funktionswechsel eingegangen. Es ist zu einem Luftfilter, Erwärmungs-, Befeuchtungs- und vielleicht auch zu einem Spür- und Witterungsorgan geworden. Seine Schleimhaut wird vom N. trigeminus versorgt, und, was seine Gestalt betrifft, so ist sie in der Regel bei Tieren, die ein feines Riechvermögen besitzen, eine gefaltete, oder mehr oder weniger verästelte, d. h. sie weist

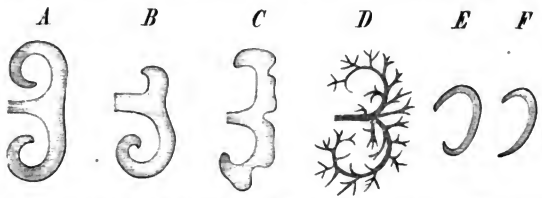


Fig. 213. Verschiedene Formen des Maxilloturbinale der Säugetiere. A doppelt gewundene Muschel, B Übergang zur einfach gewundenen (E, F), C Übergang der doppelt gewundenen zur dendritischen Nasenmuschel D. Nach Zuckerkandl.

kompliziertere Formverhältnisse auf, als im gegenteiligen Fall, wo es sich um eine einfache oder doppelt gewundene Muschel handelt. Letztere ist als die ursprünglichste zu betrachten, aus der sich die übrigen Formen erst sekundär entwickelt haben (Fig. 213).

Eine übersichtliche Betrachtung der Ethmoturbinalia der Wirbeltiere ergibt interessante Resultate, und diese sollen uns jetzt näher beschäftigen. In ihren Lagebeziehungen zum Nasenraum zeigen sich mannigfache Verschiedenheiten. So sind sie z. B. bei Quadrupeden, entsprechend der noch mehr oder weniger steil aufgerichteten Siebplatte, von hinten nach vorne, beim Menschen aber, sowie bei fast allen Primaten von oben nach unten, in Querreihen angeordnet, welche mit dem Gaumendach eine parallele Richtung gewinnen können.

Die Zahl der Ethmoturbinalia wechselt sehr stark nach den einzelnen Säugetiergruppen, doch lässt sich im allgemeinen der Satz aufstellen, dass die Zahl, bezw. das Auftreten in einer Doppelreihe (Ekto- und Endoturbinalia) in gerader Proportion steht zur Ausbildung des Riechvermögens und den Grössenverhältnissen des Lobus olfactorius.

Dabei ist aber wohl zu beachten: 1. dass die mediale und laterale Reihe, weil von sehr verschiedenem morphologischem Werte, wohl

Digitized by Google

auseinanderzuhalten sind, und 2. dass die oft sehr komplizierte Struktur der Riechwülste nicht immer nur so ohne weiteres als im Sinne einer Oberflächenvergrösserung zu erklären ist.

Was zunächst die Monotremen betrifft, so handelt es sich hier um zwei extreme Grade der Umformung des Siebbeins. Dasselbe erscheint nämlich bei Ornithorhynchus stark reduziert (Anpassung an das Wasserleben), bei Echidna dagegen hoch entwickelt und sehr kompliziert.

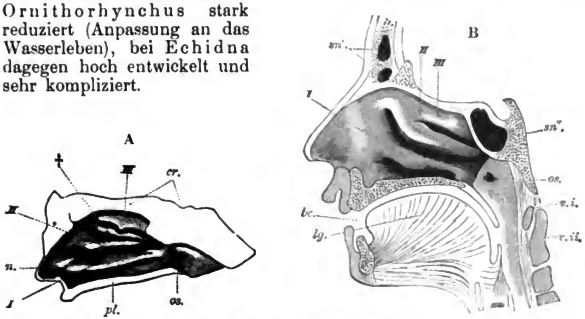


Fig. 214. A Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle eines menschlichen Embryos. *cr* Schädelbasis, *I, II, III* die drei „Nasenmuscheln", *n* Nasenspitze, *os* Öffnung der Ohrtrompete im Bereich der seitlichen Rachenwand, *pl* harter Gaumen, † „überzählige" Nasenmuschel. B Sagittalschnitt durch die Nasen- und Mundhöhle des erwachsenen Menschen. *I, II, III* die drei „Nasenmuscheln". *bc* Eingang in die Mundhöhle, *lg* Zunge, *sn'* Stirnhöhle, *sn"* Keilbeinkörper, *os* Ohrtrompete, *v.i, v.ii* erster und zweiter Wirbel. Von den drei „Nasenmuscheln" entspricht Nr. *I* einem Maxilloturbinale, während Nr. *II* und *III* in das Siebbeinsystem gehören und als Ethmoturbinalia aufzufassen sind.

Bei Marsupialiern findet sich ein ganz bestimmt ausgesprochener Typus mit fünf Endoturbinalia, und bei Insektivoren begegnet man einem ähnlichen Verhalten (4—6 Endoturbinalia).

Hyrax, Chiropteren, Carnivoren, Nager und Prosimier schliessen sich sehr enge an den Insektivorentypus an und lassen sich in den betreffenden Modifikationen leicht von diesem ableiten.

Bei Ungulaten, Proboscidiern und Edentaten treten kompliziertere Verhältnisse auf, die das Siebbein dieser Ordnungen von dem ursprünglichen Typus bedeutend entfernen. Die Zahl der Endoturbinalien ist beträchtlich vergrössert worden, ja Orycteropus soll sogar elf Endoturbinalia besitzen. (Sekundäre Spaltungen der Basallamellen der ursprünglichen Endoturbinalia.)

Das reduzierte Siebbein der Primaten kann man ohne Schwierigkeiten von dem der Prosimier ableiten.

Alles in allem erwogen lässt sich das Siebbein der Eutheria auf einen Typus der Endoturbinalien zurückführen, der sich bei den Insektivoren findet, und dieser ist wieder auf die Fünfzahl der Marsupialier-Endoturbinalien zurückzuführen.

Digitized by Google

Die Ektoturbinalien bieten innerhalb der einzelnen Ordnungen selbst zwischen nahe verwandten Arten so wesentliche Verschiedenheiten, dass sie sich, im Gegensatz zu den Endoturbinalien, nicht auf eine gemeinsame Stammform zurückführen lassen. Bei Marsupialiern, Insektivoren, Hyrax und Chiropteren findet sich nur eine geringere, zur gleichen Kategorie gehörige Zahl von Ektoturbinalia, während es sich bei Ungulaten, Proboscidiern, Carnivoren, Pinnipediern, Edentaten und Nagern um eine Einschiebung von weiteren, kleineren Elementen und dadurch um eine Vergrösserung der Zahl handelt. Ähnlich verhält es sich bei Echidna, während bei Ornithorhynchus eine vollständige Rückbildung stattgefunden hat. Bei den Prosimiern sind die Ektoturbinalien stark rückgebildet und fehlen den meisten Primaten. Stets lässt sich erkennen, dass die Ektoturbinalien Bildungen repräsentieren, die sehr enge an die Anpassung des Siebbeins geknüpft sind, und letzteres selbst wieder zeichnet sich durch die ganze Säugetier-Reihe hindurch durch ein sehr grosses Anpassungsvermögen aus (Paulli)[1].

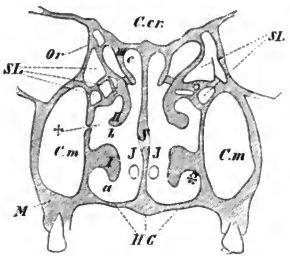


Fig. 215. Frontalschnitt durch die menschliche Nasenhöhle. *a*, *b*, *c* unterer, mittlerer und oberer Nasengang, *C.cr.* Cavum cranii, *HG* harter Gaumen, *I* Muschel (Maxilloturbinale), *JJ* Lage des rudimentären Jakobson'schen Organes, *II, III* unteres und oberes Ethmoturbinale, *M* Maxilla, *S* Septum nasale, *SL* Siebbein-Labyrinth, * Ausmündungsstelle des Tränennasenganges, † Eingang ins Cavum maxillare (*C.m*).

Auf Grund des Vorstehenden und unter gleichzeitiger spezieller Berücksichtigung des cerebralen Abschnittes des Riechapparates kann man die Säugetiere einteilen:

1. in Makrosmatische = Monotremen, Chiropteren, Edentata, Ungulata, Carnivora, Rodentia, Marsupialia, Lemuren und überhaupt die grössere Zahl der Säugetiere;
2. in Mikrosmatische = Pinnipedia, Bartenwale, Affen, Mensch[2]);
3. in Anosmatische = Delphin und die Zahnwale überhaupt, obgleich über manche derselben noch weitere Untersuchungen

[1]) Ein längs des Os nasale sich hinziehender Riechwulst, der sich auch über das später zu erwähnende Maxillo-turbinale erstrecken kann, wird von den übrigen Riechwülsten als Naso-turbinale unterschieden und wurde früher schon kurz erwähnt. Er ist bei Prosimiern und auch bei vielen Primaten noch gut ausgebildet, bei manchen Anthropoiden und Homo kommt es aber bereits zu Schwankungen, bezw. zu Rückbildungen verschiedenen Grades. Mit den Ethmoturbinalia hat das Naso-turbinale nichts zu schaffen, sondern ist genetisch mit dem Maxillo-turbinale näher verwandt.

[2]) Bei Primaten trifft man ein bis drei Ethmoturbinalia, allein in embryonaler Zeit legt sich noch eine viel grössere Zahl an (Homo), so dass sowohl hierdurch wie auch durch die Reduktion, welche die eigentliche Riechschleimhaut bezüglich ihrer Ausdehnung im Cavum nasale in der Ontogenese erfährt, der regressive Charakter des Riechorganes deutlich hervortritt.

Digitized by Google

anzustellen sind. Hier tritt der bestimmte Einfluss der äusseren Umgebung deutlich hervor, wie sich dies auch in der Richtung, Form und dem komplizierten Verschluss der Nasenkanäle ausspricht[1]).

Wie hoch die Zahl der Riechwülste bei den Ursäugetieren einst gewesen ist, lässt sich natürlich nicht sicher bestimmen, sehr beträchtlich aber wird sie, wie dies aus einer Überlegung der betreffenden Verhältnisse bei Reptilien erhellt, wohl kaum gewesen sein. Die ganze Einrichtung hat offenbar erst in der Reihe der heutigen Mammalia ihren Kulminationspunkt erreicht und bewegt sich, wie wir gesehen haben, da und dort wieder bereits in absteigender Linie.

Die Nasenhöhle der Säugetiere steht häufig (Monotremen zeigen übrigens noch nichts Derartiges) mit Nebenhöhlen (Sinus paranasales), d. h. mit der Stirn-, Kiefer- und Keilbein-Höhle in offener Verbindung. Auch in der Stirn und Keilbeinhöhle, welche sich von dem ursprünglich knorpeligen Ethmoidalgerüst aus entwickeln, können bei gut ausgebildetem Riechvermögen („osmotische Tiere") noch Riechwülste entstehen, und auf Grund dessen ist die Annahme berechtigt, dass der erste Anstoss zur Bildung jener beiden Nebenräume von der Zunahme des Riechvermögens ausging; die Riechregion suchte sozusagen Platz zu ihrer Ausbreitung und nahm naturgemäss die angrenzende Schädelgegend durch die sich ausstülpende Schleimhaut in Anspruch. — Die sekundäre Verringerung des Riechvermögens kann dann zu einem mehr oder weniger vollkommenen Schwund jener Höhlen führen (Pinnipedier), oder bestehen sie, von gewöhnlicher Schleimhaut ausgekleidet, als lufthohle, dem Riechvermögen entfremdete Räume, wie sie bereits beim Kopfskelett zur Sprache gekommen sind, fort.

[1]) Abgesehen von der Umbildung oder gar völligen Rückbildung, welche das Geruchsorgan der Cetaceen erfahren hat, ist die Cetaceen-Nase im ganzen verkürzt und hat ihre Lage am Kopfe scheinbar verändert; sie öffnet sich nicht mehr, wie bei den Landsäugetieren und den Pinnipediern, an der Spitze der Schnauze, sondern oben auf dem Scheitel. Man muss die Verlagerung deshalb als eine „scheinbare" bezeichnen, weil es eigentlich nicht die Nase, sondern der ganze Kopf ist, welcher sozusagen eine Verlagerung eingegangen hat, d. h. die Längsachse des Schädels zeigt, im Gegensatz zu den übrigen Säugern, keine Abknickung mehr gegen die Längsachse der Wirbelsäule, sondern jene liegt vielmehr in der Verlängerung von dieser. Hand in Hand damit gingen auch die Reduktionen der Halswirbelsäule, ihre starke Verkürzung, die mehrfachen Verwachsungen zwischen den einzelnen Wirbeln, die wie ineinandergeschoben erscheinen.

Infolgedessen ist der Kopf festgestellt, d. h. er kann so wenig als die Halswirbelsäule mehr gebeugt werden. Seitwärtsbewegungen (in der transversalen Achse) sind noch möglich. So ist (man denke auch noch an den Verlust der hinteren Extremitäten) fast der reine Fischhabitus erreicht, und die Cetaceen sind ans Wasserleben gebunden, wozu sie noch ganz besonders die zu einem Ruderorgan umgewandelte Hand und die breite Schwanzflnne disponieren.

In dieser Fischähnlichkeit liegt der Grund für die Verkürzung der Nase und für die mannigfache Umwandlung ihrer Teile, wie vor allem für die am Scheitel sich öffnenden äusseren Nasenlöcher, wodurch die physiologische Funktion des Luft-Atmens ungleich besser von statten gehen kann, als wenn die Nasenlöcher an der Schnauzenspitze angeordnet wären. Im letzteren Falle müssten sich die Tiere des festgestellten Kopfes wegen geradezu auf die Schwanzflnne stellen.

Welche Funktion die sogen. „Nasensäcke" der Cetaceen haben, welche vorne im peripheren Gebiet des Riechorganes, z. T. direkt unter der äusseren Haut, liegen, ist noch nicht mit Sicherheit bekannt. Man unterscheidet einen pränasalen, frontalen, paranasalen und nasalen Sack, von welchen jeder paarig ist (vergl. die Arbeiten von Rawitz und Kükenthal).

Digitized by Google

Massgebend für die Homologisierung der pneumatischen Höhlen im Schädel der Säugetiere ist immer die Lage ihrer Einmündungen, d. h. die Stelle, von wo aus sie sich entwickelt haben. Der „Sinus sphenoidalis" ist kein eigentlicher pneumatischer Raum, sondern nur der hinterste, sekundär abgeschnürte Teil der Regio olfactoria; ähnliche Gesichtspunkte gelten auch für den „Sinus frontalis".

Von allen jenen, von der Nasenhöhle aus entwickelten pneumatischen Höhlen zeichnet sich die Kieferhöhle (Sinus maxillaris) durch ihr konstantes Vorkommen aus; sie muss als eine für die Eutheria typische Bildung bezeichnet werden und zieht sich bei den meisten Säugern noch in das Jugale, Palatinum, Lacrimale, Nasale, Frontale, Prä- und Basisphenoid hinein.

Bei Insektivoren und Chiropteren ist die Pneumatizität des Schädels auf die Kieferhöhle beschränkt.

Im allgemeinen steht der Umfang der Pneumatizität in direktem Verhältnis zur Grösse des Tieres, und ihre Bedeutung ist überhaupt in der durch die Anpassung bedingten Ausformung des Schädels zu suchen (Paulli).

Was die **Drüsen** der Nasenhöhle betrifft, so kann man die kleinen, überall zerstreuten Bowman'schen und die grosse Steno'sche Nasendrüse unterscheiden. Letztere tritt schon in sehr früher Embryonalzeit auf, liegt seitwärts, basalwärts am Boden der Nasenhöhle und mündet im Vestibulum nasi, und zwar im Bereich des mittleren Nasenganges. Sie kann sich beim Vorhandensein einer Maxillarhöhle in diese hineinziehen. Bei manchen Säugern ist sie bereits in Rückbildung begriffen [1]).

Das am meisten in die Augen springende Merkmal der Säugetiernase besteht in dem Auftreten einer bereits beim Kopfskelett erwähnten **äusseren Nase**, an deren Aufbau die prominierenden Ossa nasalia, der knorpelige, zum Siebbeinsystem gehörige Scheidewandknorpel, sowie endlich der damit zusammenhängende Dachknorpel (Cartilago nasi lateralis) und der Vomer eine Hauptrolle spielen. Dazu kommen aber auch noch Knorpelstücke, welche ursprünglich mit dem homogenen, aus einer soliden knorpeligen Doppelröhre bestehenden Knorpelskelett der äusseren Nase eine zusammenhängende, einheitliche Masse bildeten, die sich aber im Laufe der Zeiten infolge von Muskelzug und anderen, mit der physiologischen Verwendung der Schnauze, bezw. des Rüssels im Zusammenhang stehenden Einflüssen in verschiedener Weise differenzierten und selbständig geworden sind. Es handelt sich dabei um das aus der vorderen Partie speziell des Dachknorpels differenzierte, in die Nasenflügel eingebettete System der Alar-Knorpel. Die durch einen Vorraum (Vestibulum nasi) charakterisierte äussere Nase steht unter der Herrschaft einer oft reich entfalteten Muskulatur, die namentlich bei tauchenden Säugern als Verschlussmittel der Nasenlöcher von Wichtigkeit wird, indem hier durch einen Sphinkter und auch durch einen besonderen Klappenapparat ein kompleter Abschluss der äusseren Nasenlöcher ermöglicht ist. Eine

[1]) Bei den Carnivoren ist sie relativ am grössten, unbedeutend bei den Paar- und Unpaarhufern.

Digitized by Google

ganz exzessive Entwickelung und Vermehrung der Muskulatur, sowie eine sekundäre Verlagerung der Apertura nasalis externa am Schädel in der Richtung nach oben und hinten findet sich bei Rüsselbildungen (Tapir, Schwein, Maulwurf, Condylura. Spitzmaus und Elefant)[1]. Der Rüssel, meist nur als Tastorgan fungierend, kann auch als Greifapparat Verwendung finden (z. B. bei Elefanten). Eine eigenartige Stellung nimmt die zu einem grotesken Organ auswachsende äussere Nase des Nasenaffen ein (vergl. meine hierauf bezügliche Schrift).

Organon vomero-nasale (Jakobson'sche Organe).

Unter Jakobson'schen Organen versteht man eine schon während der Ontogenese vom Cavum nasale sich differenzierende Nebennasen-Höhle, die vom Olfaktorius und Trigemenius versorgt wird. Wir begegnen einer derartigen Einrichtung zum erstenmal bei **Amphibien**. Bei Anuren- und Salamander-Larven bildet sich, wie oben schon erörtert wurde, ventral- und medianwärts von der Nasenhöhle ein kleiner, von einem Sinnesepithel ausgekleideter Blindsack, welcher bei Salamandern später eine Verschiebung in lateraler Richtung erfährt, und an dessen blindem Ende sich eine Drüse entwickelt.

Diese bei Salamandrinen nur vorübergehend zu beobachtende mediale (basale) Lage jenes Divertikels der Hauptnasenhöhle wird bei Siren lacertina in Form eines nach vorne gerichteten, blind endigenden Sackes zeitlebens beibehalten, während der Axolotl hinsichtlich der Lageverhältnisse des in Frage stehenden Organes eine Mittelstellung zwischen Salamandrinenlarven und Siren lacertina einnimmt[2].

Genau so entwickelt sich bei Ichthyophis (Epicrium glut.) jene in der Maxillarbucht liegende, bei verschiedenen Genera der Gymnophionen[3] in verschiedenem Grade sich abschnürende Nebenkammer des Riechorganes, in deren Bereich ebenfalls eine grosse Drüse getroffen wird. Es kann keinem Zweifel unterliegen,

---

[1]) Bei Talpa und Verwandten, wo die äussere Nase zahlreichen mechanischen Einflüssen unterliegt, wird sie durch ein auch bei anderen Säugern vorkommendes Os praenasale gestützt. Bei Chrysochloris kommt es aus ähnlichen Gründen zur Entwickelung eines dicken, hornigen Schildes, das der Schnauzenspitze kappenartig aufsitzt. Bei Condylnra ist die flache Rüsselscheibe mit 22 kegelförmigen Anhängen versehen, welche Tastorgane enthalten.

[2]) Proteus und Menobranchus besitzen kein Jakobson'sches Organ. Ob dieses als ein primitiver oder, was wahrscheinlicher ist, als ein sekundär erworbener Zustand zu beurteilen ist, lässt sich nicht sicher feststellen.

[3]) Die Gymnophionen besitzen ein in naher topographischer Beziehung zur Nasen- und Augenhöhle stehendes, blasenförmiges, von Muskeln umsponnenes Organ, das sich nach vorne in einen Kanal des Oberkiefers hinein röhrenförmig verlängert und an der freien Wangenfläche, in der Nähe der Schnauze, ausmündet. Im Innern desselben liegt eine grosse Drüse, sowie ein als Retraktor wirkender Längsmuskel, welcher in eine an der oben genannten Mündungsstelle gelegene, und wie es scheint, als Taster wirkende, ein- und ausstülpbare Papille ausstrahlt. Die Funktion der ganzen Einrichtung ist noch keineswegs sicher erkannt. Immerhin mag es sich um ein Orientierungsmittel der betreffenden Tiere bei ihrem nächtlichen Leben handeln, das zusammen mit dem exzessiv entwickelten Riechorgan als ein Ersatz für das rudimentäre Sehorgan dienen mag. (Wiedersheim, Sarasin.)

Digitized by Google

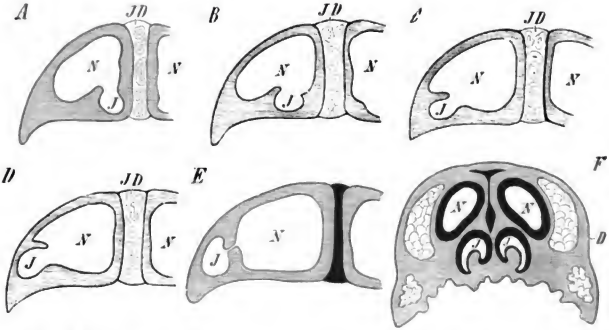
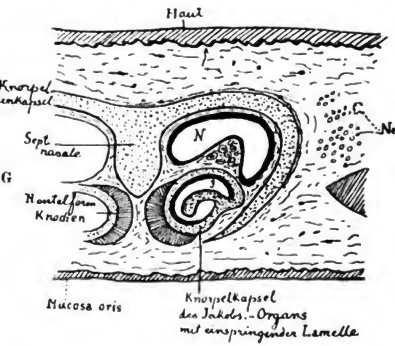
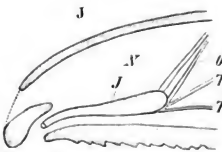
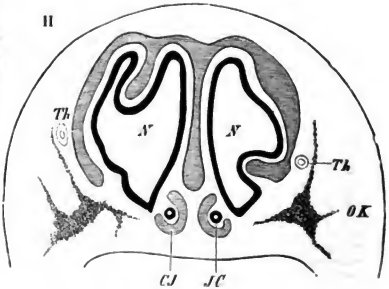


Fig. 216 A—D Verschiedene Entwickelungsstadien des Jakobson'schen Organes bei Urodelen in der Onto- und Phylogenese (an Querschnitten illustriert). In A beginnt die Anlage median- und basalwärts, in D ist die laterale Lage erreicht. E Gymnophionen, wo es zur Abtrennung von der Haupthöhle kommt. F Lacerta agilis G Querschnitt durch die Nasenhöhle von Ornithorhynchus. Nach J. Symington. H und J Quer- und senkrechter Schnitt durch die Nasenhöhle eines Vertreters der Eutheria *CJ* Jakobson'scher Knorpel, *D* Nasendrüse bei Lacerta, *ID* Intermaxillardrüse, *J* Jakobson'sches Organ, *JC* Jakobson'scher Kanal, *CJ* Jakobson'scher Knorpel, *N* Hauptnasenhöhle. *OK* Oberkieferanlage, *Ol* Riechnerv, *Th* Tränennasengang, *Tr* Trigeminus.







Digitized by Google

dass jener Nebennasenraum, wenn gleich in anderen Lagebeziehungen zum Cavum nasale, auch bei Anuren existiert.

Ganz an derselben Stelle, wie bei Amphibien, d. h. basal- und zugleich medianwärts, nahe dem Septum nasale, entsteht auch das Jakobson'sche Organ der **Amnioten.** Auch hier handelt es sich um eine Divertikelbildung der Hauptnasenhöhle mit schliesslicher Abschnürung und Kommunikation mit der Mundhöhle; allein die kleine, paarige, von reichlichem Riechepithel ausgekleidete Höhle, von deren Boden sich in der Regel eine Papille erhebt, verschiebt sich hier nicht lateralwärts, sondern verharrt bei **Sauriern, Schleichen, Amphisbänen** und **Schlangen** zwischen dem Boden der Nasenhöhle und dem Dach der Mundhöhle sozusagen in loco nascendi (Fig. 216 **F**).

Auf Grund des prinzipiellen Unterschiedes in der Anlage und Entwickelung der Nasenhöhle bei Amphibien einer- und bei Amnioten andererseits (es besteht ja auch, wie bereits erwähnt, ein ganz verschiedener Modus der Choanen-Bildung!) erscheint es sehr fraglich, ob der „untere Blindsack" der Amphibien-Nase und das Jakobson'sche Organ der Amnioten direkt homologisiert werden dürfen. Möglicherweise handelt es sich dabei nur um eine Analogie, wenn auch zugegeben werden kann, dass es sich bei beiden Gebilden, ohne dass für dieselben eine phylogenetische Grundlage besteht, um ähnliche Funktionen handelt (Peter, Hinsberg).

Bei **Krokodiliern, Schildkröten** und **Vögeln** sind keine ausgebildeten Jakobson'schen Organe nachgewiesen, doch treten bei Krokodiliern und Vögeln Spuren davon (Rinne an der ventralen Partie der medialen Wand des Riechsackes) in der Embryonalzeit auf. Es handelt sich also hier um Rückbildungen. Bei **Säugern** (Marsupialier, Edentaten, Insektivoren, Nager, Carnivoren und Huftiere) existieren Jakobson'sche Organe in weitester Verbreitung. Hier handelt es sich stets um zwei basalwärts vom Septum nasale liegende, in den meisten Fällen von Knorpelhülsen gestützte Röhren [Jakobson'sche Röhren, Cartilago vomeronasalis; Cartilago paraseptalis (Spurgat)], welche, schon bei Sauriern auftretend, als Differenzierungen des Septum nasale zu betrachten sind, und die hinten einen Zweig des Riechnerven eintreten lassen, während sie vorne gewöhnlich in die den Zwischenkiefer durchbohrenden Stenson'schen Gänge einmünden, mit welchen sie sich dann gemeinsam in die Mundhöhle öffnen [1]).

Eine sehr hohe Ausbildung erreicht das Jakobson'sche Organ bei Monotremen [2]). Es erfährt hier durch eine von der lateralen Seite einspringende, formell an ein Turbinale erinnernde Knorpellamelle eine eigenartige Struktur und zugleich eine starke Oberflächen-

---

[1]) Das Jakobson'sche Organ ist nicht etwa als Causa efficiens für die Differenzierung der Cartilago parseptalis zu betrachten, sondern es lässt sich deutlich erweisen, dass die Beziehungen des Jakobson'schen Organes zu jenem Skelettgebilde erst sekundär gewonnen wurden. Dies schliesst allerdings nicht aus, dass nach Erlangung dieser Beziehungen das Organ selbst wieder formgestaltend auf den Knorpel zurückwirkte.

[2]) Nur bei Monitor, sowie bei der australischen Fledermaus Miniopterus, ist das Jakobson'sche Organ relativ noch mächtiger entwickelt als bei den Monotremen. Es steht in seinem Typus zwischen dem der Marsupialier und dem der Carnivoren, nähert sich aber mehr dem letzteren.

Digitized by Google

vergrösserung seiner epithelialen Auskleidung. Auch die Drüsenorgane sind sehr gut entwickelt.

Nicht selten, wie z. B. bei den Primaten, ist das Organ mehr oder weniger stark zurückgebildet. Doch lassen sich auch beim Menschen noch deutliche Spuren davon nachweisen. Hier, wie auch anderwärts, zeigt es sich in der Ontogenese relativ stärker entwickelt und weist auch durch seine Innervation auf seine ursprüngliche Bestimmung zurück. Letztere mag wohl darin bestanden haben, die in den Mund eingebrachten Speisen unter die direkte Kontrolle der Riechnerven zu stellen.

Sehorgan.

In der ganzen Wirbeltierreihe ist der Sehapparat sackartig von einer membranösen Hülle, der sogenannten Periorbita, umscheidet, welche in der Umgebung des Foramen opticum entspringt und in die Lider, bezw. in den Hautsaum, der die äussere Augenhöhlenöffnung umkreist, ausstrahlt, oder (bei Säugetieren) am äusseren Orbitalringe inseriert.

Je unvollständiger die vom knorpeligen oder knöchernen Kopfskelette gebildete, den Sehapparat bergende Höhle ist, um so leichter und einheitlicher lässt sich die Periorbita darstellen. Da bei den meisten Vertebraten die Augenhöhle mit der Schläfen- und Mundhöhle in mehr oder weniger weiter Kommunikation steht, so kommt der Orbitalsack in nächste topographische Nachbarschaft zu der Kiefermuskulatur, und daraus ergibt sich die Möglichkeit, dass gewisse Abschnitte jener Muskulatur auf den Periorbitalsack übergreifen und zum Sehapparat funktionelle Beziehungen gewinnen (Amphibien, Sauropsiden), von denen später wieder die Rede sein wird.

Erst bei höheren Säugetieren, wie z. B. bei Primaten, wird die fast in ihrem ganzen Umfange geschlossene knöcherne Orbita von den Kaumuskeln getrennt, und die Periorbita erscheint dann dem Periost der Augenhöhlenwand mehr oder weniger enge angelagert, bezw. mit demselben verschmolzen (O. Burkard).

Die Entwickelungshöhe des Auges steht im allgemeinen in gerader Proportion zu dem Schnelligkeitsgrad der Fortbewegung des betr. Tieres und ebenso zum Entwickelungsgrad des Mittelhirnes.

Wie früher schon erwähnt, erfolgt der erste Anstoss zur Anlage eines Sehorganes bei Wirbeltieren durch einen im Bereich des primären Vorderhirnes sich vollziehenden Ausstülpungsprozess, welcher zu jener Bildung führt, welche man als primäre Augenblase bezeichnet. In diesem Entstehungsmodus liegt somit eine Parallele mit der Anlage des cerebralen Abschnittes des Riechorgans, d. h. des Lobus olfactorius.

In den meisten Fällen kann man an der freiliegenden Leitungsbahn drei, mehr oder weniger scharf differenzierte Abschnitte unterscheiden, die man als **Tractus, Chiasma** und **Nervus** zu bezeichnen pflegt.

Ein Chiasma, d. h. eine Durchkreuzung der beiden Sehnerven, ist wohl stets vorhanden, wenn auch eine solche nicht überall an der Hirnbasis frei zutage liegt, sondern zuweilen, wie z. B. bei Myxino-

Digitized by Google

iden, Dipnoërn und zum Teil auch bei Petromyzonten, in die Hirnsubstanz tief eingesenkt ist und so ihre ursprüngliche zentrale Lage bewahrt.

Während es sich bei den meisten Teleostiern nur um eine einfache Übereinanderlagerung der beiden Sehnerven handelt (Fig. 217 A), tritt bei einigen (Harengus, Engraulis) der eine Opticus durch einen Schlitz des anderen hindurch, und dieses Verhältnis sehen wir bei Reptilien immer weiter gedeihen, bis schliesslich eine sehr komplizierte, gegenseitige Durchflechtung zustande kommt (Fig. 217 B—D). Am feinsten und zartesten erscheint dieses korbartige Geflecht bei Säugetieren, wo es schliesslich nur noch durch Schnittserien analysierbar wird.

Eine zweite mehr oder weniger vollständige Durchkreuzung der Opticusfasern kann vor der Ausbreitung jedes Opticus in die Retina stattfinden (vergl. später das Kapitel über die Retina).

Im Gegensatz zu den Wirbellosen, wo das Sehorgan auf einem Differenzierungsprozess des Integumentes beruht, bilden sich, wie oben schon angedeutet wurde, die lichtempfindenden Elemente des Wirbeltierauges aus einer paarigen Ausstülpung des primären Vorderhirnbläschens (vergl. auch die Anatomie des Gehirns, pag. 234, 235).

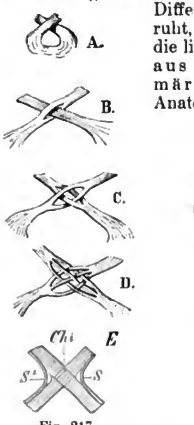


Fig. 217.

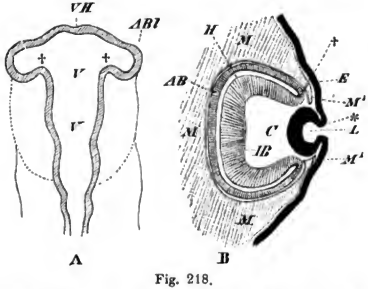


Fig. 218.

Fig. 217. Chiasma nervorum opticorum. Halbschematisch. **A** Von der grösseren Mehrzahl der Fische. **B** Vom Hering. **C** Von Lacerta agilis. **D** Von einem Agamen. **E** Von einem höheren Säuger. *Chi* Chiasma der nach innen liegenden gekreuzten Nervenbündel, *S*, *S*¹ ungekreuzte Seitenfasern.

Fig. 218. **A** Anlage der primären Augenblasen (*ABl*). *VH* Vorderhirn, *V*, *V* Ventrikelraum des Gehirns, welcher bei †† mit der Höhle der primären Augenblasen in weitester Kommunikation steht. **B** Halbschematische Darstellung der sekundären Augenblase und der vom Ektoderm sich abschnürenden Linse. *C* Vom Glaskörper erfüllter Raum zwischen Linse und Retina, *H* Höhle der sekundären Augenblase, *IB* inneres Blatt der sekundären Augenblase, aus welchem sich die Retina bildet, *L* Linse, welche als becherartige Einsenkung vom Ektoderm (*E*) aus entsteht, *M*, *M* mesodermales Gewebe, welches bei *M*¹, *M*¹ zwischen Epidermis und der davon sich abschnürenden Linse hineinwuchert und sich zur hinteren Schicht der Cornea, sowie zur Iris differenziert, † Umschlagstelle des inneren Blattes in das äussere Blatt (*AB*), aus welchem das Pigmentepithel hervorgeht, * Umschlagsrand des Ektoderms.

Digitized by Google

Es handelt sich also bei den Vertebraten um einen an die Peripherie gerückten Hirnteil.

An der Stelle wo die Augenblase die Epidermis berührt, beginnt diese zu wuchern, während gleichzeitig die vordere Wand der Blase derart einsinkt, dass ein doppelwandiger Becher oder, wie der Ausdruck gewöhnlich lautet, eine **sekundäre Augenblase** daraus resultiert (Fig. 218 **B**).

Indem dann später das innere und das äussere Blatt derselben (Fig. 218 **B** *IB* und *AB*) miteinander verwachsen, wird aus dem ersteren die lichtperzipierende Haut, die **Retina**, aus dem letzteren dagegen das sogenannte **Pigmentepithel** s. Stratum pigmenti, sowie die **Iris-Muskulatur** (Sphinkter und Dilatator). Diese Muskeln sind also epithelialer Abkunft! —

Die zuerst gebildeten Opticusfasern entstammen den Zellen der Retina und wachsen von diesen centripetalwärts; dazu gesellen sich später central entspringende Fasern.

Die weiteren Entwickelungsvorgänge gestalten sich nun so, dass sich jene oben erwähnte epidermoidale Zellmasse in die **Augenlinse** (Lens crystallina) differenziert, von seinem Mutterboden, dem Ektoderm, abschnürt und das Innere der Augenblase mehr und mehr erfüllt (Fig. 218 **B** und Fig. 219 *L*). Bei der Entwickelung der Linse kommt es anfangs zu einer grubigen Einsenkung, welche unwillkürlich an die Anlage der primitiven Riechgrube, bezw. einer primitiven Sinnesknospe, wie wir sie in der Haut wasserlebender Anamnia antreffen, erinnert. Während aber diese Organe bekanntlich zeitlebens offen, d. h. mit der Umgebung in direkter Verbindung bleiben, schliesst sich die Linsengrube bald davon ab und gestaltet sich zu einem Bläschen, aus dessen lateraler Wand sich das sogenannte Linsenepithel bildet, während die Zellen der medialen Wand zu Fasern auswachsen. Diese Linsenfasern treten später zur Bildung von radiären Lamellen zusammen, jedoch zeigt jede Wirbeltierklasse hierin ihre Besonderheiten, auf die aber hier nicht näher eingegangen werden kann (vergl. Rabl).

Im Innern der Augenblase bildet sich der sogen. **Glaskörper** (**Corpus vietrum**), und zwar scheint derselbe im wesentlichen ektodermaler Abkunft zu sein, doch fehlt es nicht an gewichtigen Autoritäten, die auch dem Mesenchymgewebe eine Rolle dabei zuweisen (Rabl, Koelliker). Wieder nach anderer Auffassung würde ein zunächst von der Retina und der Linse aus sich entwickelnder primitiver Glaskörper später durch mesenchymatisches, gefässführendes Gewebe, aus welchem das sekundäre, definitive Corpus vitreum hervorgehen soll, wieder verdrängt. Kurz, die Genese des Glaskörpers ist zur Zeit noch Gegenstand der Kontroverse.

Die Gefässe des Glaskörpers bilden nach H. Virchow mit den Gefässen der Netzhaut und mit denen um die Linse, welche bei Säugetier-Embryonen vorkommen, eine morphologische Einheit, ein Gebiet, welches als das der „inneren Augengefässe“ dem der „äusseren Augengefässe“ gegenübergestellt werden muss. Diese beiden Gefässgebiete stehen nur im Bereich der ursprünglichen Augenblasenspalte, sowie an der distalen Seite der Linse miteinander in Verbindung, und von letzterer erhalten sich im erwachsenen Zustande beim Menschen und den

Digitized by Google

Säugetieren die an der Eintrittsstelle des Sehnerven in Betracht kommenden cilio-retinalen Arterien und Venen. Die inneren Augengefässe sind z. T. bleibende, z. T. vergängliche, d. h. embryonale. — Wie später noch näher ausgeführt werden wird, besteht in der Wirbeltier-Reihe die Neigung, das zum Auge in Beziehung stehende Blut durch arterielle Wundernetze zu leiten, und zwar werden dazu teils Gefässabschnitte ausserhalb, teils solche innerhalb des Auges verwendet. Bei den ersteren, ursprünglich im Dienste der Spritzlochkieme stehend, handelt es sich um einen Funktionswechsel, bei den letzteren kommen neue Formationen in Betracht[1]).

Nur die Mammalia besitzen eigene Netzhautgefässe. Unter den niederen Wirbeltieren ist einzig und allein der Aal durch solche ausgezeichnet. Die Glaskörpergefässe treten dafür bei den übrigen Vertebraten ergänzend ein.

Wie nun im Innern der sekundären Augenblase zahlreiche Blutbahnen verlaufen, so gilt dasselbe auch für deren äussere Peripherie, allwo sich eine förmliche Gefässhaut, die sogen. **Chorioidea** s. Tunica vasculosa oculi, ausbildet (Fig. 219 *Ch*). Bei letzterer handelt es sich in der ganzen Vertebratenreihe um zwei Arterien im horizontalen Meridian, eine nasale und eine temporale, und um zwei Venen im senkrechten Meridian, eine dorsale und eine ventrale.

Die Chorioidea wächst an ihrer vorderen Zirkumferenz zur sogen. **Regenbogenhaut** oder **Iris** aus (Fig. 219 *Ir*), legt sich unter Erzeugung eines radiär angeordneten Faltensystems (Corpus ciliare) mit diesem vorhangartig vor die Linse, erhält hier später einen Ausschnitt (**Schloch, Pupille**) und erlaubt so den Lichtstrahlen den Eintritt. Dies geschieht in geringerem oder höherem Grade, je nachdem der in der Iris vorhandene Musculus dilatator oder constrictor (Sphinkter) in Wirkung tritt. Es handelt sich somit um eine Art von Blendungsapparat.

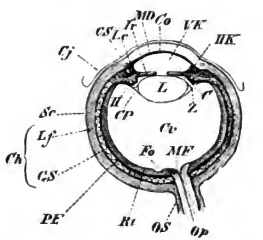


Fig. 219. Horizontalschnitt durch das linke Auge des Menschen, von oben gesehen, schematische Darstellung. *C* Ciliarfortsatz, *Ch* Chorioidea mit ihrer Lamina fusca (*Lf*) und Gefässschicht (*GS*), *Cj* Conjunctiva, *Co* Cornea, *Cp* Canalis Petiti, *CS* Sinus venosus sclerae, (Canalis Schlemmii) (die punktierte Linie sollte durch die Sklera hindurch bis zu der kleinen, ovalen Öffnung weiter geführt sein), *Cv* Corpus vitreum, *Fo* Fovea centralis (Macula lutea), *H M*, hyaloiden, *Ir* Iris, *L* Linse, *Lc* Ligamentum ciliare, *MD* Lamina elastica posterior (Membrana Descemetii), *MF* „Blinder Fleck", *OS* Optikusscheide, *Op* N. opticus, *PE* Pigmentepithel der Retina, *Rt* Retina, *Sc* Sklera, *VK*, *HK* vordere und hintere Augenkammer, *Z* Zonula ciliaris (Zinii).

---

[1]) So lautet die gewöhnliche Auffassung. Da nun aber das Wundernetz des „hufeisenförmigen Gefässkörpers" bei Amia und den Knochenfischen gleichsam plötzlich und unvermittelt in die Erscheinung tritt, mit anderen Worten: da weder Selachier noch Knorpelganoiden eine Spur desselben erkennen lassen, so ist H. Virchow der Ansicht, dass jene Bildung (und dahin gehört auch der sog. „linsenförmige Gefässkörper" der Cyprinoiden) im phylogenetischen Sinne als eine Neuerwerbung und nicht unter dem Gesichtspunkt einer Pseudobranchie zu betrachten sei.

Digitized by Google

Wie nun die Pupille, je nach verschiedenen physiologischen Zuständen, einem Wechsel hinsichtlich ihrer Form und Ausdehnung unterworfen ist, so gilt dies auch für die Linse, welche entweder ihren Ort oder ihre Form ändern und so sich für die Nähe oder für die Weite einstellen kann. Was die Formänderung betrifft, so handelt es sich bald um eine Abplattung, bald um eine Vorwölbung. Erstere tritt ein beim Sehen in die Ferne, letztere beim Sehen in die Nähe. Kurz, es handelt sich um einen sehr feinen **Akkommodationsapparat**[1]) und dieser steht unter der Herrschaft eines zu den Falten des Corpus ciliare in innigen Lagebeziehungen stehenden, dem N. oculomotorius unterworfenen Muskels (**M. ciliaris** s. tensor Chorioideae), welcher in ringartiger Anordnung an der Übergangsstelle der Sklera in die Cornea entspringt und sich an dem peripheren Rand der Iris inseriert (Fig. 219 *Lc*). Die auf einer Wölbungsänderung der Kristalllinse beruhende Akkommodation beherrscht das Auge der Säugetiere, Vögel, Eidechsen und Schildkröten. Bei Fischen, Amphibien und Schlangen erfolgt die Akkommodation nach einem anderen Prinzip, nämlich durch Änderung des Linsen-Netzhautabstandes (vergl. das Kapitel über das Sehorgan der Fische).

Nach aussen von der als Chorioidea bezeichneten Gefässhaut liegt ein Lymphraum (Perichorioidalraum), und nach aussen von diesem endlich trifft man auf eine derbe, fibröse oder wohl auch teilweise knorpelige oder gar verknöcherte Schicht, die man als **Sklera** oder Sklerotika bezeichnet (Fig. 219 *Sc*). Auch diese ist von einem Lymphraum umgeben.

Während die Sklera nach hinten in die Optikusscheide (*OS*) und von dort aus in die Dura mater übergeht, setzt sie sich nach vorne unter Aufhellung ihres Gewebes in die sogen. **Hornhaut** oder **Cornea** fort und erhält hier auf ihrer freien Fläche von seiten der **Bindehaut** (**Conjunctiva**) des Auges einen epithelialen Überzug (Fig. 219, *Co*, *Cj*). Sklera und Cornea zusammen stellen ihrer derben Beschaffenheit wegen eine Art von Aussenskelett des Auges dar und garantieren so zusammen mit der gallertigen Masse des Glaskörpers die für die Integrität der nervösen Endapparate notwendige Expansion des ganzen Augapfels. Zwischen Hornhaut und Iris, bezw. Linse liegt ein weiter Lymphraum, die sogen. vordere Augenkammer (Fig. 219, *VK*).

Bei allen Wirbeltieren liegt in der Kammerbucht, oder in deren Wand ein Venen-Plexus (Circulus venosus Schlemmii), der vom Kammerwasser bespült wird, und der bei niederen Vertebraten, seinen Abfluss nach der Chorioidea, bei den höheren nach der Conjunctiva hin hat. Die Wände der Kammerbucht und die sie durchsetzenden Gebilde (Ligamentum pectinatum, Arterien, Nerven) besitzen sämtlich einen kontinuierlichen epithelialen (endothelialen) Überzug (vergl. H. Lauber).

Einen wichtigen Schutzapparat für das Auge bildet die tiefe, vom Kopfskelett gebildete Orbitalbucht, und dazu kommen noch gewisse **Neben-** oder **Hilfsapparate**, die sich in drei Kategorien bringen lassen:

[1]) Über die Entwickelung der betr. Muskeln vergl. M. Nussbaum und Herzog.

Digitized by Google

1. **Augenlider (Palpebrae),**
2. **Drüsenorgane,**
3. **Muskeln** (Bewegungsapparat des Bulbus oculi).

So finden wir also den Augapfel aufgebaut aus einem System konzentrisch geschichteter Häute, die von innen nach aussen als Retina (Nervenhaut), als Chorioidea (mit Iris) (Gefässhaut) und als Sklera (mit Cornea) (Skeletthaut) bezeichnet werden. Erstere entspricht der nervösen Substanz, die zweite der Pia-, die dritte der Dura mater des Gehirns. Das Innere des Auges ist erfüllt von lichtbrechenden Medien, nämlich von der Linse und dem Glaskörper, und dazu kommen noch die oben erwähnten Nebenapparate.

Wie das Geruchsorgan, so unterliegt auch das Sehorgan in seiner Struktur äusseren Einflüssen. Diese bringen dasselbe bald zu ausserordentlich feiner Entwickelung, bald zur Rückbildung oder gar zum gänzlichen Schwund, kurz, sie wirken in der allerverschiedensten Weise modifizierend und umgestaltend auf dasselbe ein.

Von grossem Interesse sind deshalb jene Tiere, die durch ihren Aufenthalt an dunklen Orten, wie z. B. in der Tiefe der Meere und Seen, oder in Höhlen, ihre Sehorgane entweder teilweise oder gänzlich eingebüsst haben. Vertreter davon finden sich vorzugsweise unter den Wirbellosen bei Arthropoden, sowie unter den in den Körperhöhlen schmarotzenden Würmern. Von Vertebraten wären anzuführen: die blinden Fische Amblyopsis spelaeus, Troglichthys und Typhlogobius Nordamerikas, unter den Amphibien die nordamerikanischen Höhlenmolche Spelerpes maculicauda, Typhlotriton und Typhlomolge, sowie der im Karstgebirge hausende Olm (Proteus anguineus) und die Gymnophionen, unter den Reptilien: Typhlops vermicularis und Rhineura floridana, unter den Säugetieren der Maulwurf und der Beutelmaulwurf Notoryctes typhlops. Auch bei der zu den Cetaceen gehörigen Platanista gangetica ist das Auge ausserordentlich klein[1].

Um zum Schlusse dieser einleitenden Bemerkungen nochmals auf die erste Anlage des Sehorganes der Wirbeltiere zurückzukommen, so vollzieht sich diese, wie wir gesehen haben, in einer so eigenartigen Weise, dass man im Gegensatz zu den anderen Sinnesorganen bezüglich des leitenden Sinnesnerven nicht ohne weiteres an eine Ableitung vom Körperintegument denken darf. Mit anderen Worten: der Optikus ist kein peripherer Nerv, sondern eine centrale Leitungsbahn, d. h. eine Leitungsbahn zwischen verschiedenen Teilen des Centralorganes selbst. Der eine davon ist die Retina, von der später noch weiter die Rede sein wird, der andere das Gehirn.

Gleichwohl ist zu betonen, dass die Histogenese der Retina sich prinzipiell ebenso gestaltet, wie die des Nervengewebes überhaupt. Der Ausgangspunkt für die erste Anlage der reizaufnehmenden Elemente liegt hier wie dort in jener Gewebszone, welche ursprünglich den äusseren Grenzsaum des Ektoderms bildete, und dieser Satz gilt,

[1] Über rudimentäre Sehorgane bei Amphibien, Reptilien und Säugern, vergl. die Arbeiten von C. H. Eigenmann, C. Kohl, C. Chun und G. Sweet.

Digitized by Google

wie ich schon früher auseinandergesetzt habe, sowohl für das centrale Nervensystem, als auch für die Sinnesorgane.

Fische und Dipnoër[1]).

Die Organe der Lichtempfindung des Amphioxus setzen sich nach R. Hesse je aus zwei Zellen zusammen, nämlich aus einer schalen- oder becherartig geformten Pigmentzelle und einer in den Hohlraum dieser schwarzen Schale eingebetteten „Sehzelle", die sich auf ihrer freien Seite in einem Nervenfortsatz auszieht (Fig. 220, B). Die andere Fläche der Sehzelle, welche gegen den Pigmentbecher schaut, trägt einen zarten Stiftchensaum.

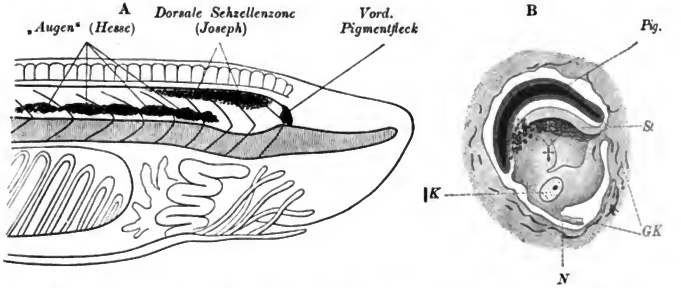


Fig. 220 **A.** Der vordere Abschnitt von Amphioxus lanceol. Mit Zugrundelegung einer Abbildung von H. Joseph.

Fig. 220 **B.** Ein Hesse'sches Sehorgan aus dem Rückenmark eines erwachsenen Amphioxus. Nach H. Joseph. *GK* Kapsel mit Gliaelementen, *K* Kern der Sehzelle, *N* Nervenfortsatz und † granulierter Saum derselben, *Piq* Pigmentschale (dreischichtig), *St* Stäbchensaum der Sehzelle.

Derartig geformte, an die Augen der Plathelminthen erinnernde „Becheraugen" des Amphioxus sitzen zu beiden Seiten und ventral vom Centralkanal, und zwar dem Lumen fest angelagert. In der Längsrichtung des Tieres sind sie zu Gruppen geordnet, welche den einzelnen Muskelsegmenten entsprechen (Fig. 220, **A**). Vom vierten Segment an entfallen auf jede Gruppe etwa 25 Stück; nach der Mitte zu nimmt die Zahl aber mehr und mehr ab, bis sie endlich im Schwanzbereich ganz aufhören, oder doch nur noch sehr spärlich entwickelt sind.

Auch im Bereich der Dorsalregion des oralen Nervenrohrbezirkes (Fig. 220, **A**) finden sich nach H. Joseph sehzellenartige Gebilde, die mit den Hesse'schen Sehzellen in vielen Punkten übereinstimmen, aber keine Spur von Pigment besitzen.

Endlich ist noch der an der Vorderwand des „Hirnventrikels"

[1]) Tastorgane in ganz besonderer Ausbildung treten bei vielen Tiefsee-Fischen, sowie auch bei vielen Wirbellosen an die Stelle der Augen. Meist sitzen sie auf langen, fühlerartigen Barteln in der Nähe des Mundeinganges.

Digitized by Google

befindliche Pigmentfleck zu erwähnen, der von vielen Seiten als (rudimentäres) Sehorgan aufgefasst wird (Fig. 220, **A**).

So hat man also zwischen drei Organen die Wahl; eines aber steht absolut fest, nämlich das, dass der Amphioxus auf plötzliche Beleuchtung reagiert, wenn irgend ein Teil der „Kopfes" oder des Rückenmarkes, soweit dasselbe Pigment besitzt, beleuchtet wird [1]).

Die Augen der **Cyklostomen** erreichen nur einen sehr geringen Entwickelungsgrad, nicht allein hinsichtlich der Struktur der Retina, sondern auch, was z. B. die Myxinoiden betrifft, durch den Mangel einer Linse, Iris, einer differenzierten Sklera und Cornea, sowie endlich durch die fehlenden Augenmuskeln und die Persistenz der Fissura chorioidea. Dazu kommt noch die subkutane Lage des Myxinoiden- und Ammocoetes-Auges. Bei Petromyzon verdünnt sich die aufliegende Hautschicht zur Zeit der Metamorphose des Tieres. Dasselbe wird nun, nachdem es vorher blind oder halbblind gewesen war,

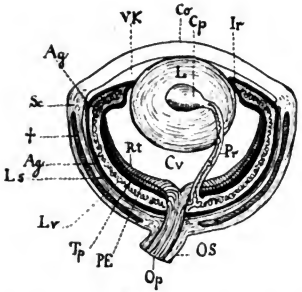


Fig. 221.

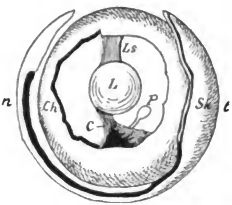


Fig. 222.

Fig. 221. Typus des Fischauges. *Ag* Argentea, *Co* Cornea, *Cp* Campanula Halleri, *Cv* Corpus vitreum, *Ir* Iris, *L* Linse, *Ls* Lamina suprachorioidea, *Lv* Lamina vasculosa, *Op* Optikus, *OS* Optikusscheide, *PE* Pigmentepithel, *Pr* Processus falciformis, *Rt* Retina, *Sc* Sklera mit Knorpel-, beziehungsweise Knocheneinlage (†), *Tp* Tapetum, *VK* vordere Kammer.

Fig. 222. Linkes Auge von Orthagoriscus mola (Mondfisch) nach Abtragung der Hornhaut und Iris. *C* Campanula, *Ch* Chorioidea, *L* Linse, *Ls* Ligamentum suspensorium lentis, *n* Nasenseite, *P* Papille, *Sk* Sklera, *t* Temporalseite. Nach Th. Beer.

sehend, und zugleich erhebt sich das Organ auf eine höhere Organisationsstufe, obgleich der primäre Hohlraum in der Linse nie ganz verschwindet. Offenbar handelt es sich beim Cyklostomen-Auge um Rückbildungsprozesse.

Die Augen der **übrigen Fische**, sowie der **Dipnoër** sind mit wenigen Ausnahmen von beträchtlicher Grösse, und allen liegt der

[1]) Bezüglich des Versuches, die Sehzellen des Amphioxus mit denjenigen der Cranioten in phylogenetischen Zusammenhang zu bringen, bezw. zu homologisieren, verweise ich auf R. Boveri.

Digitized by Google

in der Einleitung zu diesem Kapitel skizzierte Bauplan zugrunde[1]). Die Sklera ist gewöhnlich in grosser Ausdehnung verknorpelt und nicht selten zum Teil in Kalkknorpel oder in Knochensubstanz umgewandelt.

Die auf ihren beiden Flächen gleich stark gewölbte Linse ist ganz oder annähernd kugelig und besitzt dementsprechend einen hohen Brechungsindex[2]). Sie berührt mit ihrem vorderen Pol die mässig gekrümmte Hornhaut und nimmt auf Grund ihres Volumens einen beträchtlichen Raum im Bulbus ein, so dass für den Glaskörper verhältnismässig nicht mehr viel Platz übrig bleibt.

Die Linse ist also bei Fischen für das Sehen in der Nähe eingerichtet, die meisten Fische aber besitzen eine Akkommodation für die Ferne (negative Akkommodation). Darin liegt ein bemerkenswerter Gegensatz zu den meisten terrestrischen Tieren, deren im Ruhezustand für parallele oder sogar konvergente Strahlen eingerichtetes Auge aktiv für die Nähe eingestellt werden muss (positive Akkommodation). Letzteres geschieht, wie bereits erwähnt, meist durch Wölbung der Linse, die Akkommodation (für die Ferne) bei Fischen dagegen durch Änderung des Linsen-Ortes, d. h. die an und für sich keiner Formänderung fähige Linse wird der Netzhaut genähert durch die Wirkung eines als Akkommodationsmuskel wirkenden Gebildes[3]). Die Fische besitzen also keinen Ciliarmuskel im Sinne der höheren Vertebraten. Der für die Fische charakteristische Musculus lentis, welcher nicht senkrecht, sondern schief zur Linse gerichtet ist und tangential, etwas nasalwärts vom unteren Punkte an der Linse angreift, übt einen nach unten, innen und rückwärts gerichteten Zug an der Linse aus und strebt gleichzeitig. sie um eine frontale Achse zu drehen. Der Zug nach unten wird stets, die drehende Komponente in vielen Fällen, durch die Anordnung und die Elastizitätsverhältnisse eines Bandes aufgehoben, durch welches die Linse mit ihrem oberen Pol aufgehängt ist (Ligamentum suspensorium) (Fig. 222). Wirksam bleiben die übrigen zwei Komponenten des Muskelzuges; ihnen

---

[1]) Der Sehnerv der Teleostier stellt in der Mehrzahl der Fälle ein in Falten gelegtes, flaches Band dar, das von einer lockeren Bindegewebshülle umgeben wird. Bei anderen Teleostiern aber kann er einfach zylindrisch sein. Diese zwei Hauptformen können dadurch modifiziert werden, dass ein Zerfall des ursprünglich bandartigen Sehnerven in einzelne kleinere Stränge eintritt.

[2]) Bei dem amerikanischen blinden Höhlenfisch Amblyopsis verläuft die Entwickelung der Linse normal, letztere kommt aber nicht ins Innere des Auges zu liegen, sondern degeneriert früher schon wieder und ist, bevor der Embryo 10 mm misst, bereits wieder verschwunden. Am Ende der Embryonalzeit bildet sich auch der Nerv. opticus zurück, so dass zwischen Gehirn und Auge keine Verbindung mehr besteht. Die sekundäre Augenblase kommt über die Form einer seichten Schale nicht hinaus. (C. H. Eigenmann.)

[3]) Dieses, glatte Muskeln, Gefässe und Nerven führende Gebilde stellt eine mehr oder weniger hohe Leiste (Processus falciformis) dar, deren vorderes Ende als Campanula Halleri bezeichnet wird. Es verläuft am Boden des Auges bald mehr an der äusseren, bald an der inneren Seite von hinten nach vorne. Der Processus falciformis ragt vom Eintritt des Sehnerven an durch eine Spalte der Retina, d. h. durch den früheren Chorioidalschlitz, in den Glaskörper hinein und reicht nach vorne bis zur Linse.

Die Campanula Halleri kann Pigment führen und ist in so inniger Verbindung mit dem Glaskörper, dass sie sozusagen einen integrierenden Bestandteil desselben darstellt. Ihre Gefässe gehören genetisch zur Glaskörperarterie, sind also von denjenigen der Chorioidea unabhängig.

Digitized by Google

entsprechend bewegt sich die Linse temporal-retinalwärts, und im allgemeinen arbeitet der formell sehr variable Akkommodationsmuskel der Fische, obgleich er aus glatten Elementen besteht, weitaus flinker als die Muskulatur der Iris. Er entsteht dadurch, dass beide Blätter der embryonalen Retina durch einen gefässhaltigen Mesenchymstrang des Irisstroma kolbig in das Glaskörperinnere vorgetrieben werden. Aus dem äusseren Blatt der Retina, welches in das Innere des Kolbens hineinwuchert, sollen sich die glatten Muskelelemente bilden.

Die im Ruhezustand des Auges existierende Kurzsichtigkeit der Knochenfische und die aktive Akkommodation des Auges für die Ferne hängen offenbar mit dem Wasserleben zusammen: das nasse Element setzt einer rascheren Fortbewegung viel grösseren Widerstand entgegen als die dünne Luft und ist nirgends, wie diese, auf so grosse Strecken durchsichtig (Th. Beer).

Haie, Rochen, See-Aale und Schellfische besitzen keine oder doch nur eine sehr schwache Akkommodation.

Die Iris, die nur bei wenigen, in seichtem Wasser lebenden und mit nach oben gestellten Augen ausgestatteten Spezies ausgiebige Bewegungen auf Belichtung oder elektrische Reizung zeigt, spielt im Fischauge beim Akkommodieren keine Rolle.

Nach aussen von der Chorioidea, dicht unter, d. h. einwärts von dem oben erwähnten suprachorioidalen Lymphraum, findet sich eine silber- oder grün-golden schimmernde Membran, die sogen. **Argentea.** Sie erstreckt sich entweder auf das ganze Augen-Innere (Teleostier), oder sie beschränkt sich auf die Iris (Selachier).

Eine zweite, metallisch glänzende Haut, das **Tapetum cellulosum s. lucidum,** liegt bei Selachiern auswärts von derjenigen Schicht der Chorioidea, welche man als Chorio-capillaris bezeichnet. Bei Teleostiern und Petromyzonten scheint kein Tapetum vorzukommen.

Die den Knochenfischen und gewissen Ganoiden (Amia) zukommende, formell sehr variable sog. **Chorioidealdrüse** besteht aus einem von Arterien und Venen gebildeten bipolaren Wundernetz[1]), welches polsterartig neben der Eintrittsstelle des Sehnerven zwischen Argentea und Pigmentepithel der Retina eingeschoben ist, und welches somit in seiner Lage mit der Chorioidea übereinstimmt. Es steht in Beziehung zur Pseudobranchie. Von einer „Drüse" ist somit keine Rede; die physiologische Bedeutung des Apparates ist aber nichts weniger als klar.

Die Sklera ist, wie bereits erwähnt, häufig (Selachier, Sturionen) in grösster Ausdehnung verknorpelt, und nicht selten kommt es gegen den Kornealrand zu auch noch zur Verknöcherung (gilt auch für Teleostier).

Der Bulbus ist fast immer von einem fettigen, gallertartigen, von bindegewebigen und elastischen Fasern durchzogenen Gewebe umgeben und steht an seiner hinteren Zirkumferenz bei manchen Selachiern mit einem von der seitlichen Schädelwand hinter dem Foramen nervi optici entspringenden, schlanken, terminal bald knopf-

[1]) Vergl. über Wundernetze das Gefäss-System.

Digitized by Google

förmigen, teils mehr abgeplatteten Knorpelstab in eigentümlicher Gelenkverbindung[1]).

Ein ganz besonderes Interesse beanspruchen die an eigenartige biologische Verhältnisse angepassten Augen gewisser Tiefseefische sowohl hinsichtlich ihrer Lage als ihres eigenartigen Baues. Während im allgemeinen das Fischauge seitlich gestellt ist, so dass nur ein monokuläres Sehen möglich ist, sind die an ein Opernglas erinnernden „Teleskopaugen", wie C. Chun[2]) die Augen von Argyropelecus, Opisthoproctus und Gigantura, Winteria und

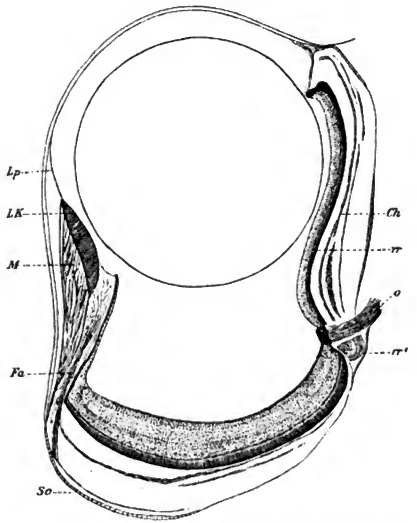


Fig. 223. Sagittalschnitt durch das ausgebildete Auge von Dissomma. Nach A. Brauer. *Lp* Ligamentum pectinatum, *LK* Linsenkissen, *M* glatter Muskel, *Fa* Fasern der Argentea, *Sc* Sklera, *Ch* Chorioidea, *rr* Nebenretina, *O* Optikus, *rr*[1] abgeschnürtes Stück der Nebenretina.

Dolichopteryx genannt hat, mit ihren Längsachsen einander fast parallel, d. h. rostral oder dorsal, gerückt, so dass ein binokuläres Sehen stattfinden kann. Ferner ist der beim Fischauge gewöhnlich nicht sehr grosse Abstand zwischen Cornea und Augenhintergrund bei jenen Formen teleskopartig ausgezogen, so dass die Sagittalachse

[1]) Bei Ganoiden und Teleostiern findet sich häufig an Stelle jenes Knorpelapparates ein fibröses Haltband.

[2]) C. Chun, Aus den Tiefen des Weltmeeres, Jena 1900.

Digitized by Google

des Auges bedeutend grösser ist als die Querachse. Die betreffenden Augen sind noch weiter charakterisiert: durch eine ausserordentlich grosse Linse, eine sehr stark gewölbte, bei manchen Formen nicht nur die Linse, sondern auch die laterale Augenwand überdeckende Cornea, den fast vollständigen Mangel einer Iris, sowie endlich durch eine eigentümliche Gestaltung der Retina, welche in eine Haupt- und in eine weitaus kleinere, meist nur an der medialen Wand des Auges sich findende Nebenretina zerfällt. Die Augenmuskeln zeigen eine verschieden starke Verlagerung und Reduktion, während der Akkommodationsapparat, das Aufhängeband und der Retractor lentis bei allen untersuchten Formen wohl entwickelt sind, so dass also die Augen dieser Tiefseefische ebenso gut auf verschiedene Entfernungen eingestellt werden, wie die der Oberflächenfische.

Die physiologische Bedeutung der Teleskopaugen liegt in erster Linie darin, von der geringen Lichtquelle der Retina möglichst viele

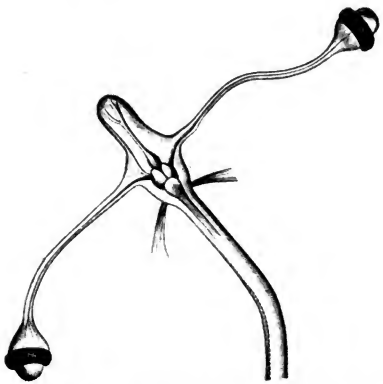


Fig. 224. Jugendform eines Fisches, Stylophthalmus Brauer (Vorderende), mit Stielaugen. Aus dem Indischen Ozean. Nach Chun.

Strahlen zuzuführen und dieselben über einen grossen Teil der Retina zu verbreiten[1]). Über die Stielaugen von Stylophthalmus (Fig. 224) (vergl. A. Brauer).

Ähnlichen Verhältnissen begegnet man auch bei den im Dunkeln pelagisch lebenden Krustaceen und Cephalopoden.

[1]) Von Interesse ist, dass sich die bei den Teleskopaugen dokumentierenden eigenartigen Strukturverhältnisse als Folgeerscheinungen von Verschiebungs- und Umlagerungsprozessen herausstellen, welche sich in der Ontogenese abspielen und ferner, dass dabei zu konstatieren ist, wie die untersuchten Fische ihre Entwickelung in den oberen belichteten Meeresschichten durchmachen und später erst die dunklen Regionen aufsuchen.

Über die Vorgänge, welche sich bei der Verlagerung des Auges bei Pleuronectes etc. abspielen, vergl. die Arbeit von St. R. Williams.

Digitized by Google

Das im Gegensatz zum Fischauge auffallend kleine Auge der Dipnoër ist bis jetzt nur von Protopterus näher bekannt. Es besitzt nur eine sehr dünne, spärlich entwickelte Hornhaut, über welche, ähnlich wie bei Cyklostomen, die äussere Haut hinwegzieht. Die Sklera enthält eine bis zum Äquator reichende Knorpelplatte, und die Chorioidea zeigt nur eine geringe Ausbildung. Die Iris besteht aus drei verschiedenen Schichten, und von einem Ciliarkörper ist nichts nachzuweisen. Die Linse ist gross, kugelig, und von einem Processus falciformis, einem Tapetum, einer Argentea und Chorioidaldrüse fehlt jegliche Spur. Wie die Akkommodation erfolgt, ist unbekannt.

Alles in allem erwogen ist dem Auge des Protopterus, wie dies auch a priori nicht anders zu erwarten ist, eine Mittelstellung zwischen dem Sehorgan der Ganoiden und dem der Urodelen zuzuweisen.

Amphibien.

Die Augen der Amphibien besitzen im allgemeinen nur eine geringe Grösse und dokumentieren denjenigen der Fische gegenüber in ihrer Entwickelung keinen wesentlichen Fortschritt, allein ihre grosse Linse ist derartig gestaltet, dass die Hinterfläche ungleich stärker gewölbt ist als die vordere. Dies tritt bei Anuren stärker hervor als bei Urodelen. Junge Tiere und Larven besitzen in der Regel einen kleineren Linsen-Index als erwachsene, so dass also die Linse im Laufe der individuellen Entwickelung sich mehr und mehr von der Kugelform entfernt. Einer Veränderung ihrer Krümmung ist die Linie beim Frosch nicht fähig, auch soll sie nach Th. Beer keine Ortsbewegung ausführen können, obgleich ein Ciliarmuskel vorhanden ist. Bei Kröten und Urodelen (Triton, Salamandra) ist der Ciliarmuskel kräftiger entwickelt, und bei diesen ist eine Akkommodation nachgewiesen.

Durch die Kontraktion des Ciliarmuskels tritt eine Drucksteigerung im Glaskörper ein, welcher die Linse als der beweglichste Teil folgt, indem sie gegen die Hornhaut vortritt.

Wie bei Fischen, so enthält auch bei manchen Amphibien, und zwar sowohl bei Anuren als bei Urodelen, die Sklera hyalinknorpelige, häufig pigmentierte Elemente eingesprengt. Verknöcherungen sind bis jetzt nicht beobachtet.

Die Wölbung der Hornhaut[1]) ist beträchtlich, und die Gesamtform des Bulbus nähert sich einer Kugel. Die Pupille besitzt nicht immer eine runde Form, sondern ist da und dort, wie z. B. bei Bombinator igneus, dreieckig.

Der Chorioidea fehlt eine Argentea, ein Tapetum, eine Chorioidaldrüse, ein Processus falciformis samt einer Campanula Halleri; sie zeichnet sich also den Fischen gegenüber durch ein negatives Verhalten aus. Der Glaskörper besitzt übrigens Gefässe, die der Campanula der

[1]) Als eine sehr vereinzelte Erscheinung ist die reich vaskularisierte Cornea des in Rückbildung befindlichen kleinen Auges von Cryptobranchus japonicus zu betrachten (H. Lauber).

Digitized by Google

Fische homolog sind. Bei Urodelen treten die Ciliarfortsätze in den ersten Spuren auf; viel deutlicher sind sie bei Anuren entwickelt.

Die Iris besitzt eine wohl ausgeprägte, glatte Muskulatur.

Die Augen des Proteus und der Gymnophionen liegen mehr oder weniger tief unter der äusseren Haut; sie sind sehr klein und stark rückgebildet. Beim erwachsenen Proteus fehlen Linse und Iris, und der Glaskörper ist räumlich nur gering entwickelt. Es kommen übrigens zahlreiche Schwankungen in der Ausbildung vor, und dies gilt namentlich auch für gewisse Schichten der Retina.

Bei den amerikanischen Höhlenmolchen Sperlepes maculicauda und Typhlotriton zeigt das Sehorgan die ersten Spuren der Rückbildung, während dieselbe bei Typhlomolge sogar bereits weiter fortgeschritten ist, als bei irgend einem anderen Höhlenmolch (Proteus mit inbegriffen). Übrigens schwankt der Degenerationsgrad nach den Lokal-Verhältnissen, d. h. nach den verschiedenen Höhlenfundorten, wie dies auch für den blinden Fisch Troglichthys gilt. (Über die blinden Fische, Salamander und Reptilien Amerikas vergl. die Schriften von C. H. Eigemann).

Reptilien und Vögel.

Bei Sauropsiden erreicht der Bulbus oculi — und dies gilt namentlich für die Vögel[1]) — eine im Verhältnis zum Kopf viel gewaltigere Grössenausdehnung als bei Amphibien. Die Sklera ist zum grossen Teil, zumal in ihrem hinteren Abschnitt (Saurier, Eidechsen, Schildkröten, Krokodile), knorpelig und besitzt in ihrem vorderen Abschnitt bei Sauriern, Scinken und Cheloniern einen Ring von zierlichen Knochenplättchen. Dieser ist ebenso bei sehr vielen fossilen Amphibien und Reptilien

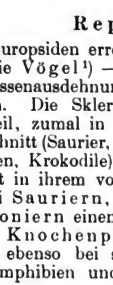


Fig. 225.

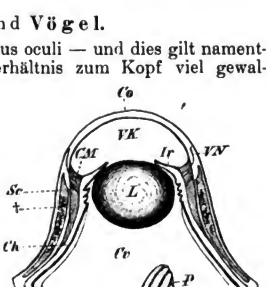


Fig. 226.

Fig. 225. Skleral-Knochenring von Lacerta muralis.

Fig. 226. Auge eines Nachtraubvogels. *Ch* Chorioidea, *CM* Ciliarmuskel, *Co* Cornea, *Cv* Corpus vitreum, *Ir* Iris, *L* Linse, *OP*, *OS* Optikus und Optikusscheide, *P* Pekten, *Rt* Retina, *Sc* Sklera mit Knocheneinlage bei †, *VK* vordere Kammer, *VN* Verbindungsnaht zwischen Sklera und Cornea. Die zwischen der grössten Breite des Bulbus gezogene punktierte Linie zerfällt den Bulbus in ein vorderes und hinteres Segment.

nachgewiesen und hat sich auch auf die Vögel vererbt (Fig. 225, 226 †); bei letzteren aber finden sich häufig ausserdem noch hufeisen-

[1]) Das Vogelauge schliesst sich am nächsten an das der Saurier an.

Digitized by Google

oder ringförmige Knochenbildungen in der Umgebung des Optikuseintrittes.

Während der Bulbus der Reptilien im allgemeinen rundlich ist, erscheint er bei Vögeln — und dies gilt vor allem für Nachtraubvögel, viel weniger für Wasservögel — fernrohrartig in die Länge gestreckt und in zwei Portionen, eine vordere grössere und eine hintere kleinere, scharf abgeknickt (Fig. 226). Erstere wird nach vorne zu durch die ausserordentlich stark gewölbte Cornea (*Co*) abgeschlossen und beherbergt eine sehr geräumige vordere Augenkammer (*VK*), sowie einen stark entwickelten, sehr komplizierten, in mehrere Portionen zerfallenden, quergestreiften Musculus ciliaris[1]). Die eine, bis in das Hornhautstroma sich fortsetzende Portion wird als Crampton'scher Muskel unterschieden. Auch bei Reptilien ist der Ciliarmuskel quergestreift und ist, wenn auch nicht in dem exzessiven Grade wie bei Vögeln, so doch immerhin deutlich entwickelt, zumal bei Schildkröten[2]). Bei den Vögeln, deren Auge sich durch Klarheit und regelmässige Wölbung der brechenden Medien, durch ein grosses Gesichtsfeld und bei vielen Arten durch zwei Stellen deutlichsten Sehens in jeder Netzhaut auszeichnet, macht sich eine schärfere Differenzierung des Strahlenkörpers der übrigen Chorioidea gegenüber bemerklich, und damit kommt es zugleich zu der bereits erwähnten kräftigeren Entwickelung des Ciliarmuskels.

Während sich bei Reptilien (bei Lacertiliern und Scinken z. B.) noch ein Tapetum entwickeln kann, ist dies mit der Argentea und der Chorioidealdrüse nie mehr der Fall, und auch den Vögeln fehlen alle diese Gebilde. Dagegen findet sich bei vielen Reptilien und, mit Ausnahme von Apteryx, bei allen Vögeln[3]) eine der Leiste (Processus falciformis) des Fischauges partiell homologe Bildung, nämlich der sogen. **Fächer.** Bei Reptilien ist übrigens nicht immer ein dem Fächer der Vögel gleichwertiges Gebilde vorhanden, und die vorkommenden Formationen sind nicht alle von der gleichen Form, bezw. dem gleichen Grade der Ausbildung.

Das betreffende Gebilde bei Reptilien wird übrigens passender als Zapfen, resp. als Polster, bezeichnet, denn ein zapfen- oder kegelartiges Gebilde, das keine Falten zeigt, kann nicht schlechtweg „Fächer" genannt werden (H. Virchow). Bei Sauriern ragt der in seiner Grösse sehr variierende Zapfen vom Optikuseintritt an, in der Verlängerung des Sehnerven mehr oder weniger weit in das Augen-Innere vor und kann pigmentiert sein. Seiner Hauptmasse nach besteht er aus zahlreichen Blutgefässen und erinnert auf Längsschnitten an einen Schwellkörper. Seine Funktion besteht wahrscheinlich in der Abscheidung von Augenflüssigkeit. Bei Schlangen ist

[1]) Anfangs, d. h. bei der Anlage, handelt es sich noch um glatte Muskulatur; erst später wandelt sie sich in quergestreifte um.

[2]) In Vogelaugen mit überwiegender Tensorportion fällt die Funktion der Akkommodation, wie bei Säugern, wesentlich dem Brücke'schen Muskel, dem Tensor chorioideae, zu. D. h. durch letzteren wird die Linse durch Vorziehung der Chorioidea, durch den Crampton'schen Muskel auch oder sogar vorwiegend durch die Rückziehung der inneren Hornhautlamelle entspannt.

[3]) Der nur in der Embryonalzeit vorhandene Fächer bei Apteryx bildet sich später wieder zurück.

Digitized by Google

der Zapfen auf eine kurze, polsterartige Einragung reduziert und ähnlich verhält es sich bei Krokodilen und Cheloniern.

Bei Vögeln (Fig. 226) stellt der Fächer eine mehr oder weniger stark gefaltete, pigmentierte, viereckige Platte dar, welche an der Stelle des Optikuseintrittes und im Bereich des proximalen Abschnittes der Augenblasenspalte in den Glaskörperraum wechselnd frei hereinragt, während der distale Abschnitt jener Spalte geschlossen ist. Man unterscheidet an ihm zwei Flächen, eine nasale und eine temporale, und vier Ränder, nämlich einen unteren, oberen, proximalen und distalen Rand. Der untere Rand oder die in der Spalte steckende Basis ist länger als der obere Rand, und infolge dessen konvergieren der proximale (hintere) und der distale (vordere) Rand.

Die zahlreichen Gefässe des Fächers oder Kammes durchsetzen vor ihrem Eintritt in denselben zwei Wundernetze, nämlich ein Rete mirabile ophthalmicum und ein Rete mirabile pectinis[1]).

Bei allen Sauropsiden scheint das Organ in wichtigen Beziehungen zur Ernährung des Augenkerns und der Retina zu stehen. Mit der Akkommodation hat es nichts zu schaffen, dient aber vielleicht zur Ergänzung der Irisblende, sowie als Zufuhrmittel einer zur Erhaltung des intraokularen Druckes dienenden Flüssigkeit.

Die bei allen Reptilien und Vögeln auf Lichteindrücke blitzartig schnell reagierende Iris zeigt oft eine sehr lebhafte Färbung, und dies beruht auf der Anwesenheit nicht nur von Pigment, sondern auch von bunten Fetttropfen.

Die Pupille ist in der Regel rundlich, doch kann sie auch eine senkrechte Spalte darstellen, wie z. B. bei manchen Reptilien und bei Eulen.

Die Linse der Reptilien zeigt sowohl hinsichtlich ihrer feineren Struktur als auch ihrer Form bei den einzelnen Gruppen sehr grosse Verschiedenheiten. Ihr Index ist bei den Schlangen am kleinsten, bei den Sauriern, mit Ausnahme des Gecko, am grössten. Sehr auffallend ist die ausserordentliche Grösse der Augenlinse des Gecko (Platydactylus mauritanicus); sie übertrifft diejenige einer mittelgrossen Eidechse um mehr als das Sechsfache, obgleich beide Tiere annähernd dieselbe Körpergrösse besitzen (Th. Beer).

Die Linse der Vögel bietet eine ähnliche Mannigfaltigkeit der Form, wie die der Reptilien, nur fehlen so kugelige Linsen, wie sie die Nattern und Vipern besitzen, vollständig. Bezüglich des feineren Baues dagegen herrscht eine weitgehende Übereinstimmung. Bei den Schwalben und Seglern treten Linsen von so eigentümlicher Form, ohne radiäre Symmetrie, mit schief gegeneinander gestellten Endflächen auf, wie sie sonst nirgends wieder angetroffen werden. Durch sehr grosse Linsen zeichnen sich die Nachtraubvögel aus. Die Linse des Kiwi und der Papageien zeigt noch den Sauriertypus.

Eine positive Akkommodation durch aktive Entfernung der in ihrer Form unveränderten Linse von der Netzhaut existiert nur noch bei den Schlangen. Ihre Akkommodationsbreite ist eine grosse. Ein eigentlicher Ciliarmuskel fehlt den Schlangen, und die Akkommodation wird hier durch einen eigentümlichen, in die

[1]) Die gegen den Glaskörper zu schauende Deckschicht des Fächers stammt aus der Augenblase, ist also ektodermaler Abkunft. Die Gefässe nehmen ihren Ursprung von der Optikusscheide (Nussbaum, Bernd).

Digitized by Google

Iriswurzel eingelagerten und z. T. ihr aufgelagerten, zirkulären, quergestreiften Muskel besorgt. Dabei spielen sich durch Steigerung des intraokularen Druckes ganz dieselben Vorgänge ab, wie sie vom Amphibienauge bereits geschildert wurden. Hier wie dort findet der von der Linse verdrängte Humor aqueus in der vertieften Kammerbucht Platz. Nicht alle Schlangen besitzen eine Akkommodation.

Bei allen übrigen Sauropsiden erfolgt die Akkommodation nach dem bei den Säugetieren herrschenden Modus (Entspannung der Linsenkapsel durch die Wirkung des M. ciliaris und dadurch bewirkte Änderung, d. h. Vermehrung der Linsenkrümmung). Schildkröten und namentlich Echsen besitzen eine viel grössere Akkommodationsbreite als Krokodile. Bei Geckos besteht nur eine schwache Akkommodation, und ebenso bei Alligatoren, Sand-, Riesenschlangen und Vipern) (Th. Beer).

Säuger.

Bei Säugern, und zwar am vollständigsten bei Primaten, wird der Bulbus in der Regel in grösserer Ausdehnung von der knöchernen Orbitalkapsel umhüllt, als bei den meisten übrigen Vertebraten, und darin mag zum Teil der Grund dafür zu suchen sein, dass sich im Bereich der Sklera keine knorpeligen und knöchernen Teile mehr entwickeln, sondern dass dieselbe nur fibröser Natur ist. Die einzige Ausnahme machen die Monotremen[1]).

Die Cornea zeigt, mit Ausnahme der wasserbewohnenden Säuger, bei welchen sie flacher ist, eine ziemlich gute Wölbung, und der ganze Bulbus ist von mehr oder weniger rundlicher Gestalt.

Ein entweder aus Zellen oder aus Fasern bestehendes, nach aussen von der Membr. choriocapillaris liegendes Tapetum (P. cellulosum et fibrosum) existiert in der Chorioidea zahlreicher Säugetiere und erzeugt (durch Interferenz-Erscheinungen) die im Dunkeln „leuchtenden Augen" (Carnivoren, Robben, Wiederkäuer, Einhufer etc.). Erst bei Säugetieren, wenn auch nicht bei allen, kommt es zu einer Scheidung der kapillären Gefässe (Membrana choriocapillaris) von den grösseren arteriellen Bahnen der Chorioidea. Die Venen (in wirbelförmiger Anordnung) liegen nach aussen von den Arterien.

Gewisse, einem Processus falciformis, resp. einem Pekten homologe Bildungen, treten bei Säugetieren nur in der Fetalzeit auf.

Der Ciliarmuskel[2]) führt nur glatte Elemente, und die Linse ist an ihrer vorderen Fläche weniger stark gewölbt als an ihrer hinteren, mit welcher sie in die sogenannte Fossa patellaris des Glaskörpers eingelassen ist. Die Pupille ist nicht immer rund, sondern kann queroval sein (Ungulaten, gewisse Beuteltiere, Cetaceen u. a.) oder eine senkrechte Spalte darstellen (Felinen)[3]).

[1]) Bei Waltieren erreicht die Sklera und mit ihr die Optikus-Scheide eine extreme Mächtigkeit (Schutz gegen die plötzlichen bedeutenden Druckschwankungen beim Tauchen). Vergl. übrigens über die grosse Mannigfaltigkeit des Bauplanes der Augen der Wassersäugetiere die Ausführungen von A. Pütter.

[2]) Beim Känguruh ist der Ciliarmuskel nur rudimentär entwickelt.

[3]) Im Auge des Maulwurfs, welches flach auf dem Schädel aufliegt und jeglichen knöchernen Schutzes entbehrt, handelt es sich um Beibehaltung gewisser embryo-

Digitized by Google

Retina.

Der rechtwinkelig oder unter einem spitzen Winkel in den Bulbus einstrahlende Sehnerv erfährt bei Säugern an der Stelle seines Eintrittes eine Einschnürung, erzeugt ein Chiasma und löst sich dann in die lichtperzipierenden Elemente der Retina auf. Letztere muss also in der Umgebung des in der Physiologie als blinder oder Mariotte-scher Fleck bekannten Nerveneintrittes die grösste Dicke besitzen

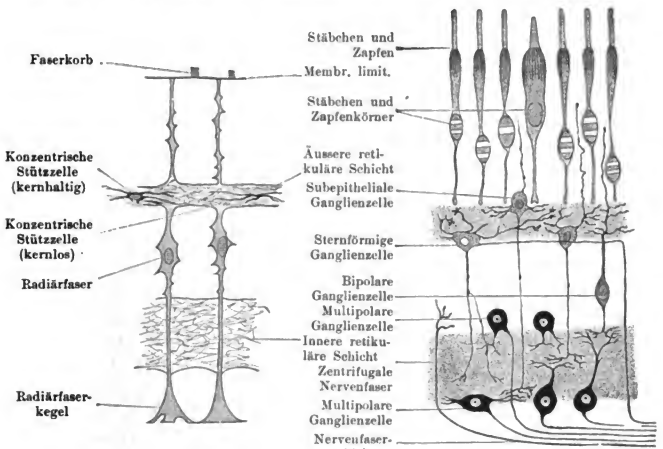


Fig. 227. Schema, links Stützelemente, rechts nervöse und epitheliale Elemente der Netzhaut. Nach Ph. Stöhr.

und nach vorne gegen das Corpus ciliare zu allmählich an Stärke abnehmen, bis sie schliesslich gegen den Irisursprung hin nur noch aus einer einfachen Zellenlage besteht.

Nach aussen von der Netzhautschicht, die später als äussere Körnerschicht aufgezählt werden wird, liegt eine strukturlose, helle Haut, die Limitans externa. Das, was man früher als Limitans interna auffasste, gehört, streng genommen, zum Glaskörper und ist nichts anderes als die Membrana hyaloidea desselben.

Die in frischem Zustande vollkommen durchsichtige Netzhaut besteht aus zwei, histologisch und physiologisch verschiedenen Substanzen, nämlich aus einer Stütz- und einer nervösen Substanz. Erstere, das sogen. Fulcrum, welches sich zwischen der

naler Charaktere. Vielleicht kann man aber die betreffenden Befunde richtiger auf den Umstand zurückführen, dass das Auge, weil für dieses Tier ohne Bedeutung, ähnlich wie bei Proteus und anderen nächtlichen Tieren, sozusagen ins Schwanken geraten ist. Bei dem Beutelmaulwurf (Notoryctes typhlops) hat das Sehorgan die grösste Rückbildung unter allen Säugetieren erlitten (vergl. G. Sweet).

Digitized by Google

Limitans interna und externa wie zwischen zwei Rahmen ausspannt, geht aus der ursprünglich epithelialen Anlage hervor.

Die nervösen Elemente sind in folgenden, konzentrisch angeordneten Schichten angeordnet.

I. Inneres Blatt der sekundären Augenblase.

A. Gehirnschicht.

1. Nervenfaserschicht (Schicht der Optikusfasern).
2. Ganglienzellenschicht.
3. Innere retikuläre Schicht.
4. Körnerschicht (innere Körnerschicht vieler Autoren).
5. Äussere retikuläre oder subepitheliale Schicht.

B. Epithelschicht.

6. Schicht der Sehzellen (äussere Körnerschicht mit den Stäbchen und Zapfen) [1]).

II. Äusseres Blatt der sekundären Augenblase.

7. Pigmentepithel (Epithel der Retina).

Diese Schichten sind so angeordnet, dass die Nervenfaserschicht zunächst dem Glaskörper, d. h. zu innerst, die Stäbchenzapfenschicht aber zunächst der Chorioidea, also am meisten nach aussen liegt.

Somit liegen im Wirbeltierauge die letzten Endglieder der Epithelschicht, d. h. die Stäbchen und Zapfen, sowie die zugehörige äussere Körnerschicht nach aussen, d. h. den einfallenden Lichtstrahlen geradezu abgewandt. Letztere müssen also, bis sie zu ihnen gelangen, sämtliche nach innen von ihnen gelegenen Retinalschichten durchsetzen, und darin liegt die Grunddifferenz des Vertebraten-Sehorganes gegenüber demjenigen der Wirbellosen.

Fische besitzen die absolut längsten Stäbchen, so dass hier die Dicke der Stäbchenschicht ein Drittel, ja sogar in seltenen Fällen die Hälfte der ganzen übrigen Netzhaut betragen kann. Bei Säugern macht die Stäbchenschicht etwa den vierten Teil aus, und ähnlich verhält es sich auch bei Vögeln.

Die dicksten Stäbchen (die Zapfen sind viel kleiner) besitzen Frösche und Salamander, vor allem die Spelerpesarten, so dass auf dem Raum eines Quadrat-Millimeters nur etwa 30000

[1]) Der Stäbchenapparat ist für das Sehen in schwachem, der Zapfenapparat in starkem Licht bestimmt.

Die neuerdings (von R. Hesse u. a.) beschriebenen feinsten, teils gerade, teils spiralig verlaufenden Fasersysteme an den Stäbchen und Zapfen bedürfen der Nachprüfung. Dasselbe gilt für die zarten, röhrenförmigen Hüllen, welche das Innen- und Aussenglied der Stäbchen und Zapfen umhüllen und mit der Limitans externa zusammenhängen sollen.

Die obenerwähnten geraden, miteinander parallel laufenden Fasern sollen eine mechanische, d. h. eine die Stäbchen- und Zapfenhülle festigende Funktion besitzen. Die spiraligen, im Bereich der Stäbchen und Zapfen verlaufenden Fibrillen werden als die leitenden Elemente des Nervensystems, als Neurofibrillen, angesprochen. Ist dieses richtig, so wären auch die Sehzellen der Wirbeltiere, ebenso wie die Riechzellen, als primäre Sinneszellen zu bezeichnen, und die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen entsprächen den lichtperzipierenden Elementen.

Digitized by Google

Stäbchen Platz haben, während der Mensch auf demselben Raum deren 250 000—1 000 000 besitzt. Die Vögel halten darin ungefähr die Mitte.

Während bei Fischen, Vögeln und Säugern die (phyletisch älteren) Stäbchen den Zapfen gegenüber weitaus vorgeschlagen[1]), ist bei den Reptilien gerade das umgekehrte Verhalten zu beobachten, oder finden sich hier überhaupt nur Zapfen und gar keine Stäbchen. Dazu kommt, dass sich die Zapfen mancher Reptilien, aller Vögel und der Beuteltiere durch buntgefärbte Öltropfen auszeichnen. Bei nächtlich lebenden Tieren treten die Zapfen den Stäbchen gegenüber stark zurück.

In der Netzhaut der meisten Wirbeltiere existiert eine in besonderer Weise organisierte Stelle des schärfsten Sehens. Es ist dies die in der Mitte des hinteren Augensegmentes liegende Fovea centralis oder die Macula lutea. Sie beruht auf der Verdünnung sämtlicher, unter der Stäbchenzapfenschicht liegender Retinaschichten, ja es schwinden sogar auch die Stäbchen, und nur die Zapfen persistieren (Fig. 219 *Fo*). Eine Fovea centralis fehlt den meisten Fischen und den Urodelen. Schwach ausgeprägt ist sie bei Anuren und den Sauropsiden. Ganz fehlt sie den Insektivoren, Nagern und anderen Säugern. Ihre eigenen Blutgefässe erhält die Retina, wie bereits erwähnt, erst bei den Säugetieren. Allein auch hier werden sie zum Teil partiell (Hase, Kaninchen) oder total (Meerschweinchen) vermisst. Auch beim Menschen wurde Anangie beobachtet (Hemmungsbildung). Bei allen übrigen Vertebraten (abgesehen vom Aal) ist die Retina noch gefässlos. Die Glaskörpergefässe, bezw. der Processus falciformis und der Fächer, leisten hier Ersatz.

Hilfsorgane des Auges.

a) Augenmuskeln.

Der Bewegung des Bulbus oculi stehen im allgemeinen sechs, aus den Somiten hervorgehende, bezüglich ihrer Urgeschichte und ihres entwickelungsgeschichtlichen Verhaltens noch vielfach umstrittene Muskeln vor. Sie zerfallen, ihrem Verlauf entsprechend, in vier gerade (M. rectus superior, inferior, lateralis [externus], medialis [internus]) und zwei schiefe (M. obliquus superior und inferior). Erstere, welche im Hintergrunde der Orbita, und zwar in der Regel von der Duralscheide des N. opticus entspringen, beschreiben zusammen einen pyramidalen Hohlraum, dessen Spitze hinten im Augengrund, dessen basale Öffnung dagegen in der Äquatorialebene des Augapfels, d. h. an ihrer Insertionsstelle an der Sklera, gelegen ist.

Die beiden schiefen Augenmuskeln entspringen gewöhnlich nahe übereinander an der inneren, d. h. nasalen Seiten der Orbita, und indem sie von hier aus den Bulbus dorsal- und ventralwärts in äquatorialer Richtung umgreifen, stellen sie gewissermassen ein muskulöses Ringband desselben dar.

[1]) Bei Selachiern, Petromyzon u. a. finden sich überhaupt nur Stäbchen und noch gar keine Zapfen.

Digitized by Google

Eine Abweichung von diesem Verhalten zeigen die Säuger, insofern bei ihnen der obere schiefe Augenmuskel tief im Augenhintergrunde entspringt[1]), dann in der Längsachse der Orbita nach vorne gegen den inneren (vorderen) Augenwinkel verläuft, wo er sehnig wird und durch eine faserknorpelige Rolle (Trochlea) tritt, welche an dem durch das Stirnbein gebildeten, oberen Augenhöhlenrand festgewachsen ist (daher der Name Musculus trochlearis). Erst von dieser Stelle an wechselt der Muskel seine Richtung und lenkt in querem Lauf zum Bulbus ab.

Ausser diesen sechs Muskeln, welche sich allein bei Selachiern, Ganoiden, Dipnoërn und Teleostiern finden, existieren häufig noch andere Augenmuskeln, wie z. B. der oft in mehrere Portionen zerfallende, zuerst bei Amphibien auftretende und genetisch auf den M. rectus externus zurückzuführende, vom N. abducens versorgte Retractor bulbi, sowie die im Dienst der Augenlider stehenden Muskeln, von welchen später die Rede sein wird.

Bei Fischen steht die Kaumuskulatur bekanntlich noch ausschliesslich im Dienste des Palatoquadratums, der Pterygoid- und Mandibularspange. Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln dagegen wird, ohne dass in allen Fällen der Zusammenhang mit dem Mutterboden gelöst wird, ein Teil jener quergestreiften, in das Trigeminusgebiet fallenden Muskeln in die fibröse Wand der Periorbita übernommen. So zeigt sich z. B. bei Rana in der unteren Wand der Periorbita ein Träger und Heber des Bulbus, ein Niederzieher des unteren Lides und eine Art von Spanner der unteren Wand des Orbitalsackes.

Bei den geschwänzten Amphibien kommt noch ein ganz ventral gelegener Faserzug hinzu. Derselbe strahlt quer unter dem Auge ins untere Lid aus und entspricht dem unmittelbar unter dem Orbitalsack gelagerten, ins untere Lid ziehenden quergestreiften Muskel der Eidechsen (Depressor palpebrae infer.).

Der gleiche Muskel findet sich auch bei den Vögeln. Zu diesen tritt aber noch ein dem Spanner der unteren Orbitalwand der Amphibien entsprechender sagittaler Faserzug, der jedoch hier durchweg als Bestandteil der Orbitalmembran erscheint.

Bei den übrigen Wirbeltieren fehlen in der Periorbita quergestreifte Muskeln.

Je mehr die Einbeziehung quergestreifter Muskeln in die Periorbita in den Hintergrund tritt, zu um so kräftigerer Entwickelung kommt ihre glatte Muskulatur. Diese zeigt sich schon bei Knochenfischen angebahnt, kommt aber bei Reptilien, wie namentlich bei Eidechsen und Schildkröten zu viel stärkerer Entfaltung und setzt sich hier auf den Lid-Apparat fort. Bei Säugern unterliegt die glatte Muskulatur bedeutenden Schwankungen, und zwar derart, dass sie sich um so geringer ausgebildet zeigt, je ausgedehntere Knochenwandungen die Augenhöhle umschliessen. (O. Burkard).

[1]) Diese Verlagerung des Muskelursprungs vom Frontale in den Augenhintergrund scheint, wie die Monotremen zeigen, in der Reihe der Säugetiere erst sekundär zu erfolgen. Im übrigen ist die Natur und spätere Umbildung dieses Muskels noch keineswegs klargestellt.

Digitized by Google

b) Augenlider (Palpebrae).

Die als Schutzorgane dienenden Augenlider finden sich bei wasserbewohnenden Tieren, vor allem bei Fischen, nur in rudimentärer Form, und zwar als kreis- oder halbkreisförmige, starre Hautfalten oder -Lappen, welche das Auge an seiner oberen und unteren Zirkumferenz von seiner Umgebung mehr oder weniger scharf abgrenzen (vergl. die Arbeit von Harman). Über das Verhalten der Selachier siehe unten.)

Je nach der mehr oder weniger scharfen Differenzierung eines Lidrandes, d. h. je nach der mehr oder weniger deutlichen Absetzung der äusseren Haut in ihrem Übergang auf den Bulbus unter Bildung eines oberen und unteren Fornix conjunctivae richtet sich auch selbstverständlich die Bewegungsfähigkeit des Bulbus oculi. Um ein ausgiebiges Schutzorgan für das Auge kann es sich dabei aber nie handeln, insofern auch bei relativ guter Ausbildung der Lidränder der grössere Teil der Cornea unbedeckt bleibt. Ein ungleich besseres Schutzverhältnis wird durch das Auftreten accessorischer Lidfalten erreicht, wie sie bei Heringen und Salmoniden auftreten. Sie zeigen eine entfernte Ähnlichkeit mit der unter Muskeleinfluss stehenden Nickhaut der Selachier.

Auch die Augenlider der Dipnoër und Amphibien sind in der Regel von der umgebenden Haut noch nicht scharf differenziert und stehen, indem sie keiner oder einer nur sehr geringen Bewegung fähig sind, überhaupt noch auf niederer Entwickelungsstufe. Von der ergänzend eintretenden Nickhaut wird später die Rede sein.

Bei Sauropsiden erreichen die Augenlider zum Teil schon eine viel höhere Ausbildung. Zuweilen (Chamäleo) geht die Lidbildung in eine Ringform über und wird durch Muskeln beweglich. Ein Hebemuskel für das häufig besser differenzierte (gilt auch für Säuger) obere Augenlid findet sich bei Schildkröten, Krokodilen, Vögeln und Säugern. Die Lacertilier, Schildkröten und Vögel haben einen M. depressor des unteren Lides (siehe oben).

Bei Säugetieren endlich, wo die wohl differenzierten Lider eine grosse Beweglichkeit erreichen, kommt es durch Abspaltung von der mimischen Muskulatur zu einem Schliessmuskel (M. orbicularis s. sphincter oculi) der Lider. Zugleich entwickeln sich bei Quadrumanen an deren freiem Rand schützende Haare (Cilien), während im Innern der Lider eine fibröse, harte Einlage, der sogenannte Lidknorpel (Tarsus) auftritt (Fig. 229). Innerhalb desselben liegen die Meibom'schen Drüsen.

Auf ihrer Rückseite sind die Augenlider aller Vertebraten von der Bindehaut des Auges, d. h. von der in die Kategorie der Schleimhäute gehörigen Konjunktiva überkleidet, und indem diese sich auf den Bulbus hinüberschlägt, erzeugt sie den sogenannten Fornix conjunctivae[1]).

Das Epithel der Konjunktiva, bezw. Kornea macht hinsichtlich seiner Struktur in der Wirbeltierreihe dieselben Veränderungen durch

[1]) Bei Schlangen und Askalaboten verwächst das untere Augenlid mit dem oberen zu einer vor dem Auge liegenden durchsichtigen Haut („Brille"), welche bei der Häutung des Tieres mit abgestossen und immer wieder erneuert wird.

Digitized by Google

wie der Mutterboden, welchem es entstammt, nur zögernder und weniger intensiv. So zeigt es bei Fischen und Amphibienlarven noch genau denselben Bau wie die Epidermis, nur kommen keine Leydig'schen Zellen mehr zur Entwickelung. Auch nach der Metamorphose behält es bei Urodelen noch einen gestrichelten Kutikularsaum, kann aber wie dies auch für alle Anuren gilt, schon dreischichtig werden. Beim Frosch stellt die oberste Schicht ein echtes Stratum corneum dar, doch ist die Verhornung viel weniger intensiv als an der Epidermis. Dasselbe gilt auch für die Säugetiere, wo das Stratum corneum vielschichtig geworden ist. — Die Conjunctiva fornicis zeigt von den Amphibien bis zum Menschen hinauf mehrschichtiges Epithel mit gestricheltem Kutikularsaum und Leydig'schen Zellen — die ausgesprochenste Fischepidermis.

Der Mangel oder die geringe Entwickelung des oberen und unteren Augenlides bei allen unter den Säugern stehenden Vertebraten wird durch das Auftreten der sogen. **Nickhaut** (**Membrana nictitans**) bis zu einem gewissen Grade wenigstens kompensiert[1]). Diese stellt gewissermassen ein drittes Augenlid dar, hat aber, im Gegensatz zu den oben betrachteten Augenlidern, mit der äusseren Haut nichts zu schaffen, sondern stellt nur eine Duplikatur der Conjunctiva vor und steht unter der Herrschaft eines besonderen Muskelapparates (M. quadratus und M. pyramidalis), welcher sich bei Reptilien und Vögeln findet, vom Nerv. abducens versorgt wird und genetisch mit dem Retractor bulbi verwandt ist.

Die Nickhaut kann hinter dem unteren Augenlid liegen, oder auch dem vorderen (inneren) Augenwinkel genähert sein. Ersteres gilt z. B. für Anuren, letzteres für Sauropsiden. Bei letzteren, zumal bei Vögeln, erfährt sie zuweilen eine so stattliche Ausbildung, dass sie die ganze freiliegende Bulbusfläche zu überspannen imstande ist. Bei Säugetieren liegt sie stets im vorderen (inneren) Augenwinkel und erscheint bei Primaten auf eine kleine halbmondförmige Falte (Plica semilunaris) reduziert, d. h. sie figuriert hier in der Reihe der rudimentären Organe.

c) Drüsen.

Die Drüsen zerfallen in drei Abteilungen: 1. die **Tränendrüse** (Glandula lacrimalis), 2. die **Harder**'sche bezw. **Nickhautdrüse** (Glandula Harderiana) und 3. die **Meibom**'schen **Drüsen** (Glandulae tarsales). Ihr Sekret ist dafür bestimmt, die freiliegende Bulbusfläche feucht zu erhalten und Fremdkörper wegzuspülen.

Bei Fischen und Dipnoërn scheint das äussere Medium dieser Aufgabe in ausreichendem Masse zu genügen, allein schon bei dem ersten Versuch der Wirbeltiere, das Leben im Wasser mit einem terrestrischen zu vertauschen, war auch der erste Anstoss für die Entwickelung von sekretorischen Apparaten im Bereiche des Auges gegeben.

So sehen wir schon bei Urodelen ein der ganzen Länge des unteren Augenlides folgendes, vom Konjunktivalepithel aus sich bildendes Drüsenorgan auftreten, und indem dieses in der Gegend des

[1]) Vergl. das Kapitel über das Integument.

Digitized by Google

vorderen und hinteren Augenwinkels an Ausdehnung gewinnt und die ursprüngliche Verbindungsbrücke zwischen beiden allmählich schwindet, gehen bei Reptilien[1]) zwei Drüsen daraus hervor, wovon sich jede in ganz bestimmter, histologisch-physiologischer Richtung weiter differenziert. Aus der einen wird die stets am vorderen (inneren) Augenwinkel liegende, den Bulbus medial- und ventralwärts mehr oder weniger weit umgreifende **Drüse der Nickhaut (Harder'sche Drüse)**[2]), aus der anderen wird die **Tränendrüse** (Fig. 228 HH_1, *Th*). Letztere behält ihre ursprüngliche Lage am hinteren Augenwinkel zeitlebens bei, ja sie bleibt sogar noch bis zu den Vögeln hinauf im Bereiche des unteren Augenlides und zugleich im Gebiet des II. Trigeminus liegen. Bei den Säugern macht sich bei ihr mehr und mehr das Bestreben geltend, in mehrere Portionen zu zerfallen und in den Bereich des oberen Augenlides einzurücken, so dass hier die Ausführungsgänge (Fig. 230**) in den oberen Konjunktivalsack ausmünden. Gleichwohl finden sich auch hier noch bis zu den Primaten hinauf mehr oder weniger zahlreiche Ausmündungsstellen im unteren Konjunktivalsack und weisen so auf die ursprüngliche Lage der Tränendrüse zurück[3]).

Das Sekret ergiesst sich in der Regel durch mehrere Öffnungen in den Konjunktivalsack und würde sich hier ansammeln, wenn es nicht durch den Lidschlag in der Richtung gegen den inneren Augenwinkel fortgeschafft würde. Dort, dicht vor der Caruncula lacrimalis, am Rande des oberen und unteren Augenlides, liegen die oft auf kleinen Papillen sitzenden Puncta lacrimalia, welche hier und da, wie z. B. bei Nagern, Sauriern und Vögeln, schlitzartig gespalten sein können. Von diesen erstrecken sich quer gegen die Nasenwurzel herüber kurze Gänge, welche in den sogenannten Tränensack einmünden (Fig. 230 *TR*, *TR*, *S*).

Von hier aus gelangt dann die Tränenflüssigkeit in den schon beim Geruchsorgan in genetischer und anatomischer Beziehung ge-

---

[1]) Auch bei manchen Selachiern (Carcharias, Galeus, Zygaena, Scyllium, Mustelus) kommt schon eine Bildung vor, die man als Nickhaut bezeichnet, die aber so wenig als der zugehörige Knorpel, Muskel und Nerv (s. später) eine direkte Parallelisierung mit dem gleichnamigen Apparat der übrigen Vertebraten zu erlauben scheint. Sie ist genetisch auf die untere Lidfalte zurückzuführen und stellt diesem gegenüber eine spätere und sekundäre Bildung, d. h. eine zwischen Bulbus und dem unteren Lid auswachsende Falte dar. An der zugehörigen Muskulatur kann man fünf Unterabteilungen, die übrigens unter sich mehr oder weniger in Verbindung stehen, unterscheiden, nämlich: 1. Levator palpebrae nictitantis, 2. Depressor palpebrae superioris, 3. Retractor palpebrae superioris, 4. Constrictor spiraculi und 5. Dilatator spiraculi. Alle diese Muskeln entstammen einer Muskulatur, welche ursprünglich dem Spiraculum zugehört und welche von einem hohen und tiefen Hautmuskellager ihren Ursprung nimmt. Sie wird vom Trigeminus versorgt, allein die Verbindung des betreffenden Astes mit dem Facialis ist eine so innige, dass vielleicht die eigentliche Quelle in letzterem zu suchen ist.

[2]) Bei Krokodilen und Hatteria fehlt die Tränendrüse, während sie bei Seeschildkröten (Chelonia midas) monströs entwickelt ist.

[3]) In der Primatenreihe inkl. Homo stellt sich die Tränendrüse als ein Doppelgebilde dar, insofern sie aus einer durch kompakteren Bau sich auszeichnenden Glandula principalis und aus einer lockerer gebauten Glandula accessoria besteht. Letztere ist der Konjunktiva immer mehr genähert und besitzt eine grössere Zahl von Ausführungsgängen. Die Gl. principalis kann ausserhalb der Orbita liegen. Über das Nähere vergl. die Arbeit von Trotsenburg.

Digitized by Google

schilderten Ductus naso-lacrimalis, welcher bei Säugern unter der Concha inferior in die Nasenhöhle mündet.

Eine wohl differenzierte Harder'sche Drüse, die sich aber da und dort (z. B. bei Mammalia) als ein aus mehreren, anatomisch und physiologisch verschiedenen Elementen bestehender Drüsenkomplex herausstellt, findet sich von den ungeschwänzten Amphibien an bis zu den Säugetieren hinauf[1]).

Bei Primaten wird die Nickhautdrüse rudimentär.

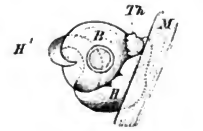


Fig. 228.

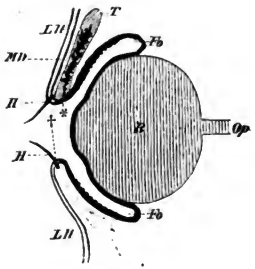


Fig. 229.

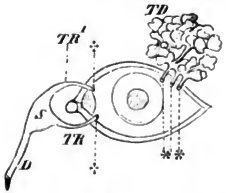


Fig. 230.

Fig. 228. Drüse der Nickhaut (Harder'sche Drüse (*H*, *H*[1]) und Tränendrüse (*Th*) von Anguis fragilis. *B* Bulbus oculi, *M* Kaumuskeln.

Fig. 229. Senkrechter Durchschnitt durch das Säugetierauge, schematische Darstellung. *B* Bulbus oculi, *Fo*, *Fo* Fornix conjunctivae superior et inferior, *H*, *H* Wimperhaare, *LH*, *LH* äussere Haut der Augenlider, welche sich am freien Lidrand bei † in die Konjunktiva umschlägt, *Op* N. opticus, *T* Tarsus mit eingelagerter Tarsal- (Meibom'scher) Drüse (*MD*), welche bei * ausmündet.

Fig. 230. Schematische Darstellung des Tränenapparates eines Säugetiers. *D* Ductus naso-lacrimalis, *S* Tränensack, *TD* Tränendrüse, in mehrere Portionen zerfallend, *TR*, *TR*[1] Tränenröhrchen, ** Ausführungsgänge der Tränendrüse, †† Puncta lacrimalia.

Die zu der Gruppe der Talgdrüsen gehörenden Glandulae tarsales (Meibomianae) sind auf die Säugetiere beschränkt und liegen hier als baumförmig verästelte Schläuche oder traubenförmige Massen in die Substanz der Augenlider eingebettet. Sie münden am freien Lidrand aus, produzieren ein fettiges Sekret und

[1]) Bei der weissen Ratte mündet die am äusseren Augenwinkel liegende „Infraorbitaldrüse" sowie die am oberen Rand der Gl. parotis befindliche „äussere Orbitaldrüse" durch einen und denselben Ausführgang im Bereich des äusseren Augenwinkels aus. Sie ist von der Harder'schen Drüse getrennt und hat mit ihr nichts zu schaffen (Löwenthal). Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob diese Drüse zum System der Tränendrüse zu rechnen ist oder nicht (vergl. Trotsenburg).

Digitized by Google

sind in ihrer Entwickelung meist an Haaranlagen gebunden, d. h. sie stellen ursprünglich reine Talgdrüsen dar, welche phylogenetisch und ontogenetisch nahe dem freien Lidrand entstehen. Die Drüsen persistieren und bilden sich weiter fort, während die zugehörigen Haare verloren gehen. Sie kommen nicht allen Säugetieren zu, allein ihr Fehlen ist wohl in manchen Fällen mit Sicherheit als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen. Zum Teil mag hier (Delphin, Phoka, Ornithorhynchus) die Anpassung an das Wasserleben als Kausalmoment in Betracht kommen, in anderen Fällen (Echidna, Dasypus, Manis, Elefant und Kamel) fehlt eine Erklärung. (H. Eggeling.) Endlich wären noch die Glandulae ciliares (Molli) zu erwähnen. Diese sind modifizierte Schweissdrüsen und münden ebenfalls am freien Lidrand dicht neben den Cilien aus.

Bei den Cetaceen ist der ganze Tränenapparat in Anpassung an die Lebensbedingungen rückgebildet und auch die Nickhaut ist rudimentär. Beim Delphin findet sich in embryonaler Zeit eine gut ausgebildete Tränendrüse. Bei Phoka, Lutra und Hippopotamus ist die Tränendrüse stark regressiv und tränenleitende Wege fehlen gänzlich; auch beim Maulwurf, sowie bei Elefanten, wo die Tränendrüse fehlt, während Puncta lacrimalia und ein Tränenkanal vorhanden sind, liegen Rückbildungen vor. Eine eigenartige Modifikation hat die Tränendrüse beim Beutelmaulwurf erfahren (vgl. G. Sweet).

Gehörorgan.

Ich habe schon bei der Betrachtung der Neuro-Epithelien des Geschmacksorganes auf gewisse Beziehungen zu den Hautsinnesorganen der Fische und Amphibien hingewiesen. Daran ist nun auch beim Gehörorgan, bezw. bei dem damit aufs Engste verknüpften Gleichgewichtsorgan wieder zu erinnern, denn hier wie dort handelt es sich um eine Entstehung des Sinnesepithels vom Integument, d. h. vom Ektoderm her. Dieses erfährt an der betr. Stelle zunächst eine Verdickung, welche man als Hörplatte bezeichnet. Diese senkt sich in der Gegend des primitiven Hinterhirns, zwischen der Trigeminus- und Vagusgruppe (Fig. 232), jederseits in die Tiefe und schnürt sich später in Form eines Bläschens von der Oberfläche ab[1]). Das auskleidende, in seinem Verhalten an die Sinnesorgane der wasserlebenden Anamnia erinnernde Epithel differenziert sich in längliche Sinneszellen (Haarzellen) und in indifferente, bandartige Stützzellen. Erstere stehen mit Nervenfasern in Verbindung und tragen an ihrem freien Ende einen Haarbesatz (Fig. 231).

Jene Neurofibrillen wachsen von den dem primitiven Hörbläschen ab origine enge anliegenden Ganglien des Nervus acusticus in die Zone der Sinneszellen hinein, welch letztere von den Nervenenden schalen- oder becherartig umfasst werden. Es kommen übrigens auch

[1]) Bei Ceratodus bildet sich anstatt einer Hörgrube zunächst ein solider Epithelzapfen, der sich an seinem aufgetriebenen kugeligen Ende erst sekundär aushöhlt.

Digitized by Google

freie, interzelluläre Nervenendigungen vor (G. Retzius)[1]). Es handelt sich also bei den Hörzellen um „sekundäre Sinneszellen" (vergl. die Einleitung zum Riechorgan).

Bald nach seiner Abschnürung rückt das primitive Hörbläschen tiefer in das mesodermale Gewebe des Schädels herein, verliert seine ursprüngliche birnförmige oder rundliche Form und teilt sich in zwei Abschnitte, die man als **Utriculus** (Sacculus ellipticus) und **Sacculus** (Sacculus sphaericus s. rotundus) bezeichnet und die anfangs durch eine sehr weite Kommunikationsöffnung (Canalis utriculo-sacc ularis) (Fig. 233, *cus*) miteinander in Verbindung stehen (Fig. 233, *u*, *s*). Aus ersterem, welcher die Pars superior des häutigen Gehörorgans darstellt, differenzieren sich die sogen. **halbzirkelförmigen Kanäle** oder **Bogengänge**, aus letzterem, welcher einer Pars inferior entspricht,

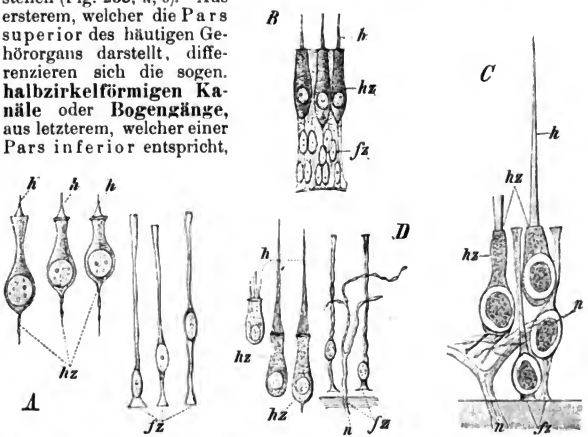


Fig. 231. Isolierte Elemente aus dem häutigen Gehörorgan. Nach G. Retzius. **A** aus der Macula acustica communis von Myxine glutinosa, **B** aus der Macula acustica neglecta von Raja clavata, **C** aus der Crista acustica einer Ampulle von Siredon mexicanus, **D** aus der Crista acustica der vorderen Ampulle von Rana esculenta. *fz* Fadenzellen, *hz* Haarzellen, welche an ihrem freien Ende das Haar *h* tragen, *n*, *n* Nerv, in Teilung begriffen. Auf der linken Seite von D ist das Haar abgebrochen und in seine einzelnen Fasern aufgelöst.

geht der schlauchförmige, stets an der medialen Seite emporsteigende **Recessus vestibuli** (Aquaeductus vestibuli s. Ductus endolymphaticus) und die **Schnecke** (**Cochlea**) hervor (Fig. 233).

Dieser ganze, sehr komplizierte Apparat stellt das häutige Gehörorgan oder das **häutige Labyrinth** dar. Dieses wird erst sekundär von mesodermalem (anfangs gallertigem) Gewebe um-

[1]) Nach W. Kolmer sollen die letzten Nervenenden ins Innere der Zelle eindringen und daselbst um den Kern ein Gitterwerk formieren. Ob diese Behauptung sich bestätigt, erscheint sehr fraglich, und jedenfalls sind Nachuntersuchungen dringend geboten.

Digitized by Google

wachsen. und zwar handelt es sich zuerst zwischen beiden um eine unmittelbare Berührung, später aber bildet sich zwischen ihnen eine, die innersten Mesodermschichten betreffende Resorptionszone aus [1]).

Dadurch entsteht ein Hohlraum, welcher das häutige Labyrinth formell ebenso genau repetiert, wie dies von seiten des später verknorpelnden oder verknöchernden, peripher davon gelegenen Mesodermgewebes (Capsula otica) geschieht. Infolgedessen kann man ein **häutiges** und ein **knöchernes Labyrinth** und zwischen beiden

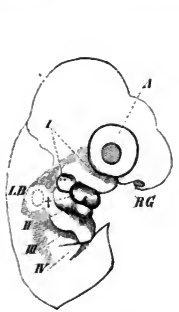


Fig. 232.

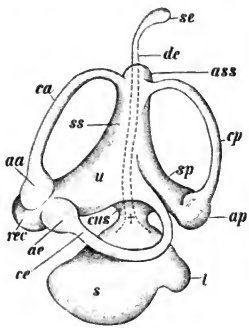


Fig. 233.

Fig. 232. Vorderer Körperabschnitt eines Hühnerembryos. Teilweise nach Moldenhauer. *A* Auge, *I—IV* erster bis vierter Kiemenbogen, *LB* Labyrinthbläschen (primitives Gehörbläschen) durch die Körperdecken durchschimmernd, *RG* primitive Riechgrube, † Stelle, wo sich der äussere Gehörgang zu bilden anfängt.

Fig. 233. Halbschematische Darstellung des häutigen Gehörorganes (Labyrinthes) der Wirbeltiere. Von aussen gesehen. *aa, ae, ap* die zu den halbzirkelförmigen Kanälen in Beziehung stehenden Ampullen, *ass* Apex sinus utriculi superioris, *ca, ce, cp* Canalis semicircularis superior (anterior), lateralis (externus) und posterior, *cus* Canalis utriculo-sacc ularis, *de, se* Ductus und Saccus endolymphaticus, wovon der erstere bei † aus dem Sacculus entspringt, *l* Recessus sacculi (lagena), *rec* Recessus utriculi, *s* Sacculus, *sp* Sinus posterior utriculi, *ss* Sinus utriculi superior, *u* Utriculus.

einen von lymphartiger Flüssigkeit erfüllten Hohlraum, das **Cavum perilymphaticum,** unterscheiden. Der ebenfalls ein Fluidum enthaltende Binnenraum des häutigen Labyrinthes wird **Cavum endolymphaticum** genannt.

Abgesehen von den Cyklostomen sind die Bogengänge stets in der Dreizahl vorhanden. Man unterscheidet einen oberen (vorderen), hinteren und lateralen (äusseren) Bogengang.

---

[1]) Zur Fixation der Bogengänge dienen bindegewebige, häufig durchbrochene Lamellen („Ligamente"), welche von der Wand einspringen und den perilymphatischen Raum durchsetzen. Diese Membranen stellen die letzten Überreste jenes Gallertgewebes dar, welches sich an den betreffenden Stellen verdichtet hat.

Weitere Befestigungsmittel der häutigen Bogengänge bilden die Blutgefässe, welche den perilymphatischen Raum durchsetzen und sich zum grossen Teil an den Bogengängen verbreiten.

Digitized by Google

Der erste, sowie der letzte entspringt mit blasenförmiger Erweiterung, in Form einer sogen. Ampulle, an demjenigen Teil des Utriculus, welchen man als Recessus utriculi bezeichnet. Auch der hintere Bogengang entsteht mit einer Ampulle (Fig. 233). Nur die Ampullen fungieren, wie gleich näher besprochen werden soll, als Träger von Sinnesorganen, die Bogen selbst stellen nur Schutzvorrichtungen für jene und die Träger der Endolymphe dar[1]).

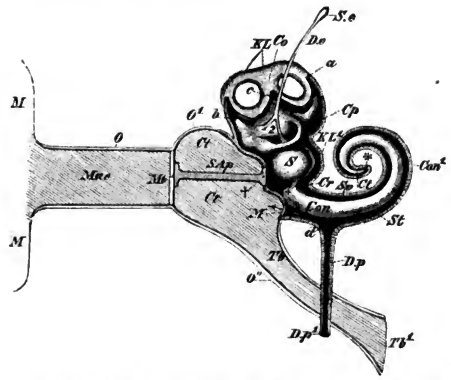


Fig. 234. Schematische Darstellung des gesamten Gehörgans vom Menschen. Äusseres Ohr: *M, M* Ohrmuschel, *Mae* Meatus auditorius externus, *Mt* Membrana tympani, *O* Wand des Meatus auditorius externus. Mittelohr: *Ct, Ct* Cavum tympani, *M* Membrana tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschliesst, *O'* Wand der Tuba auditiva, *O*[1] Wand des Cavum tympani, *SAp* schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst, *Tb* Tuba auditiva (Eustachii), *Tb*[1] ihre Einmündung in den Rachen. Inneres Ohr mit zum grössten Teil abgesprengtem knöchernem Labyrinth (*Kl, Kl*), *a, b* der obere und hintere Bogengang, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c, Co* Kommissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, *Con*[1] knöcherne Schnecke, *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofblindsack erzeugt, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis reuniens, *D.p* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei *D.p*[1] ausmündet, *S* Sacculus, *S.e*, *D.e* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei *2* in zwei Schenkel spaltet, *Sc* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) ineinander übergehen. — Der laterale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

Von den anderen Enden der Bogengänge mündet dasjenige des horizontalen mit trichterartiger Erweiterung vollständig in den Utriculus ein, diejenigen des vorderen und hinteren Ganges dagegen fliessen in eine gemeinschaftliche, mit dem Utriculus in offener Kom-

[1]) Die Bogengänge entstehen nach doppeltem Typus: bei Säugern, Sauropsiden und Selachiern durch Ausstülpungs-, bei den Amphibien und Teleostiern durch Einstülpungsprozesse. Bei allen Wirbeltieren eilt die Bildung der Ampullen derjenigen der Bogengänge voraus.

Digitized by Google

munikation stehende Röhre, in die sogen. Bogenkommissur (Sinus utriculi superior) zusammen (Fig. 233).

Im Bereich der verschiedenen Nervenplatten finden sich bei sämtlichen Wirbeltieren Konkretionen von vorwiegend kohlensaurem Kalk. Diese sogen. **Otolithen** oder **Gehörsteinchen,** welche sich im Innern der den betreffenden Binnenraum auskleidenden Epithelzellen entwickeln und später frei werden, zeigen die mannigfachsten Form- und Grössenverhältnisse. Die grössten und massivsten finden sich bei Teleostiern. Sie stellen entweder eine durch das ganze häutige Gehörorgan hindurch zusammenhängende Masse dar, oder sie sind gruppenweise angeordnet.

Was endlich die Verteilung der Zweige des N. acusticus, beziehungsweise den Sitz der Sinnesepithelien betrifft, so kommen dabei folgende Punkte des häutigen Labyrinthes in Frage: 1. die drei Ampullen der Bogengänge, wo die Hörzellen auf leistenartig ins Lumen vorspringenden Prominenzen (Cristae acusticae) sitzen; 2. der Utriculus mit dem Recessus utriculi; 3. der Sacculus, beziehungsweise die von letzterem ausgehende Schneckenanlage, d. h. der Recessus cochleae (lagena). Die Nervenendstellen des Utriculus und Sacculus werden als „Maculae acusticae" bezeichnet, und zu diesen kommt noch 4. die Macula acustica neglecta. Letztere liegt bei Fischen, Vögeln und Reptilien dicht am Boden des Utriculus, ganz nahe dem Canalis utriculo-sacc ularis, bei Amphibien dagegen hat sie ihre Lage an der Innenseite des Sacculus[1]). Sie besitzt ab origine schon einen rudimentären Charakter und unterliegt bei Säugetieren und dem Menschen einer immer weiter fortschreitenden Reduktion, beziehungsweise einem vollständigen Schwund. Ursprünglich unter sich in Zusammenhang stehend, lösen sich die verschiedenen Abteilungen der Sinnesplatte, d. h. der Macula acustica, später voneinander los und stellen schon von den Teleostiern an selbständige Maculae acusticae dar.

Man darf nun aber keineswegs annehmen, dass alle durch jene Sinnesepithelien charakterisierten Stellen der Gehörperzeption dienen. Ein grosser Teil derselben, wie z. B. diejenigen der Ampullen und wahrscheinlich auch noch die im Utriculus und Sacculus liegenden sind als Gleichgewichtsorgane, d. h. als Apparate aufzufassen, die dem Träger zur Orientierung im Raume dienen und ihm in erster Linie die jeweilige Lage und Stellung des Kopfes zum Bewusstsein bringen. Wenn man nun erwägt, dass der die Bogengänge, den Utriculus und Sacculus umfassende Abschnitt des häutigen Labyrinthes in der Stammesgeschichte ungleich weiter zurückreicht, und wenn man weiter die Tatsache in Betracht zieht, dass sich die früher bei Wirbellosen als Hörorgane gedeuteten Apparate bei genauerer Prüfung zum allergrössten Teile nicht als solche, sondern als Gleichgewichtsorgane erwiesen haben, so liegt der Gedanke nahe genug, dass der ganze Apparat ursprünglich überhaupt nicht als ein

[1]) Dazu kommt noch die einen nur transitorischen Charakter besitzende Macula ductus reunientis. Sie liegt im Bereich des Ductus sacculo-cochlearis und hat mit der Macula neglecta nichts zu schaffen. Ob sie genetisch auf die Papilla basilaris (s. später) zurückgeführt werden kann, müssen künftige Untersuchungen zeigen (vergl. H. Spencer-Harrison).

Digitized by Google

Gehör-, sondern als ein Gleichgewichtsapparat in die Erscheinung trat. Erst ganz allmählich, mit der phylogenetisch erst viel später auftretenden Schnecke kam es dann zu einer Arbeitsteilung derart, dass jener uralte Teil des Labyrinths seine Funktion unverändert beibehielt, während sich das neue Organ, die Cochlea, unter beharrlicher feiner Differenzierung zum eigentlichen, für die Klanganalyse bestimmten Gehörorgan gestaltete.

Je höher wir nun in der Wirbeltierreihe emporsteigen, einen desto grösseren Anteil sehen wir das Mesoderm an der Bildung des Gehörorgans gewinnen. Anfangs, d. h. bei Fischen, noch dicht unter den äusseren Schädeldecken, d. h. seiner phylogenetischen Bildungsstätte (Ektoderm) noch näher liegend, und so für die teils durch die Kiemendeckel-Schilder fortgeleiteten, teils durch die Kiemenhöhle, resp. durch das Spritzloch eindringenden Schallwellen sehr gut zugänglich, sehen wir es später immer weiter von der Oberfläche abund in die Tiefe rücken. Daraus entspringt mit Notwendigkeit die Schaffung neuer Wege, welche die Zuleitung der Schallwellen ermöglichen. Es kommt zunächst zur Anlage eines Kanalsystems, das man als **Mittelohr** bezeichnet, und das aus einer als Paukenhöhle (Cavum tympani) bezeichneten, von den sogenannten Gehörknöchelchen (Ossicula auditus)[1]) eingenommenen, erweiterten Partie, sowie aus einer röhrenartigen Verbindung der letzteren mit dem Rachen (Ohrtrompete, Tuba auditus) besteht. Bei Säugetieren kommt als dritte Partie noch die Pars mastoidea des Os temporum hinzu (Antrum mastoideum).

Dieses Kanalsystem, welches nach aussen durch eine schwingungsfähige Membran, das Trommelfell (Membrana tympani), abgeschlossen wird, nimmt von jener Stelle aus seine Entwickelung, wo in embryonaler Zeit die erste Kiementasche, oder, was dasselbe besagen will, wo bei manchen Fischen das Spritzloch (Spiraculum) liegt[2]).

Von den Reptilien an finden sich auch schon die ersten Andeutungen eines den Aussenrand des Trommelfelles umgebenden, eventuell durch Muskeln beweglichen Hautwulstes, der aber mit der erst bei Säugern zu typischer Entfaltung kommenden **Ohrmuschel** (**Auricula**) nichts zu schaffen hat. Auch der äussere Gehörgang

[1]) Über ihre Ontogenese und Phylogenese vergl. das Kopfskelett der Säuger.

[2]) In letzter Instanz ist dabei wohl an das Spritzloch der Selachier als an die Bildung zu denken, an welche sich die Ausgestaltung des Mittelohr-Raumes der Wirbeltiere anschloss, wie denn jener Kanal bei den Selachiern schon an der Labyrinthwand vorbeizieht, auch Ausbuchtungen gegen dieselbe entwickelt und somit zur Leitung von Schallwellen schon hier besonders geeignet erscheint. Es darf noch auf ein anderes funktionelles Moment aufmerksam gemacht werden: beim Frosch verteilt sich die stark venöses Blut führende Arteria subcutanea (aus der A. pulmonalis) mit einem kräftigen Aste hauptsächlich an der Paukenhöhlenschleimhaut, der somit wohl mit Recht noch respiratorische Funktionen zugeschrieben werden dürfen (wie sie auch die übrige Rachenschleimhaut z. T. noch zeigt). Auch hierin dürfen alte Beziehungen des Raumes zur Respiration erkannt werden.

Für das Trommelfell liegen die Dinge viel weniger klar, da es sich hier um eine sekundäre Bildung handelt, und die Annahme sehr berechtigt erscheint, die Trommelfellbildungen in der Tierreihe nicht ohne weiteres als untereinander gleichwertig, sondern als Parallel-Bildungen zu betrachten, die sich von einem gemeinsamen, indifferenten Ausgangspunkt aus bei Anuren, Sauropsiden und Säugern selbständig zur definitiven Vollendung ausgebildet haben (Gaupp). Nach W. K. Parker wäre das Trommelfell von einem Skeletteil, nämlich vom Spritzlochknorpel der Selachier (Rochen) abzuleiten (?)

Digitized by Google

(Meatus auditorius externus) beginnt erst bei den Mammalia eine bedeutsame Rolle zu spielen und wird dann zusamt der Ohrmuschel als **äusseres Gehörorgan** bezeichnet.

Fische und Dipnoër.

Unter den Cyklostomen besitzen die Myxinoiden nur einen, die Petromyzonten zwei Bogengänge, nämlich einen vorderen und einen hinteren. Beide stossen seitwärts in einem gemeinsamen Abschnitt, der sogen. Kommissur, zusammen, und jene beiden Bogengänge zusammen sind dem einfachen Bogengang der Myxinoiden für homolog zu erachten.

Bei allen übrigen Fischen und Dipnoërn folgt das häutige Gehörorgan dem oben entwickelten Grundplan, und dies gilt auch für die höheren Wirbeltiere. Mit nur sehr wenigen Ausnahmen treffen wir eine in ihren Grundzügen überall gleich bleibende Pars superior und eine mehr und mehr sich differenzierende, sowie eine immer höhere Entwickelung und physiologische Bedeutung erreichende Pars inferior. Die Pars superior wird, wie oben schon erwähnt, durch den Utriculus mit den Bogengängen, einen vorderen, hinteren und einen äusseren, die Pars inferior durch den Sacculus mit der Schnecke dargestellt. Als Vorläufer derselben figuriert bei Fischen nur ein ganz kleiner, knopfförmiger Anhang des Sacculus („Lagena"), welcher mit der Hauptmasse des Sacculus durch den Canalis sacculo-cochlearis in offener Verbindung ist[1]). Auch Utriculus und Sacculus stehen, wenn auch nicht immer, durch den Canalis sacculo-utricularis in Kommunikation. (Über die Verteilung des Hörnerven vergl. Fig. 235—239).

Bei Selachiern öffnet sich der Ductus endolymphaticus an der hinteren Schädelgegend frei gegen das umgebende Medium hinaus[2]).

Bei Chimären, Ganoiden, Teleostiern und Dipnoërn ist das Gehörorgan nicht gänzlich von Knorpel oder Knochen um-

---

1) Bei Chimaera ist noch keine Lagena differenziert, und bei den Selachiern bestehen insofern besondere Eigentümlichkeiten, als es zu keiner Vereinigung des vorderen und hinteren Bogenganges im Sinus utriculi superior kommt, und der eine Ringform annehmende äussere Bogengang für sich getrennt in den Sacculus einmündet. Utriculus und Sacculus erfahren bei Selachiern keine Trennung.

2) Die Frage, ob jener Ductus endolymphaticus der Selachier mit dem gleichnamigen Gebilde der übrigen Wirbeltiere homologisiert werden, d. h. ob er als ein Rest des ursprünglichen Stieles betrachtet werden darf, durch welchen das Gehörbläschen zur Zeit seiner Abschnürung mit dem Ektoderm verbunden war, muss in bejahendem Sinne beantwortet werden.

Der Unterschied liegt nur darin, dass der Gang sich bei Selachiern niemals von der Epidermis abschnürt, während dies bei den Säugern sehr frühzeitig und bei den Vögeln etwas später geschieht. — Stets stellt der Gang den dorsalsten, verengten Teil der Hörblase dar und legt sich schon an, bevor letztere sich schliesst; er entsteht somit nicht sekundär als Ausstülpung aus der Hörblase. Der Ductus endolymphaticus ist also bei allen Wirbeltieren unter demselben morphologischen Gesichtspunkt zu betrachten, und zwar fällt seine Spitze meistens mit der Verschlussstelle des Hörbläschens zusammen. Dies gilt z. B. für die Säuger und Vögel, während es für die Reptilien und Cyklostomen nicht zutrifft.

Eine Ausnahmestellung nehmen die Knochenfische ein, insofern sie überhaupt keinen Ductus endolymphaticus besitzen. Der hier in gewissen Fällen erst in später embryonaler Zeit sich bildende Auswuchs des Sacculus hat damit nichts zu schaffen.

Digitized by Google

geben, sondern es besteht gegen das Cavum cranii zu ein durch fibröses Gewebe erzeugter Abschluss. Überhaupt zeigt sich die bei Cyklostomen eine noch ganz selbständige Stellung einnehmende knorpelige Labyrinthkapsel bei den Gnathostomen in nachembryo-

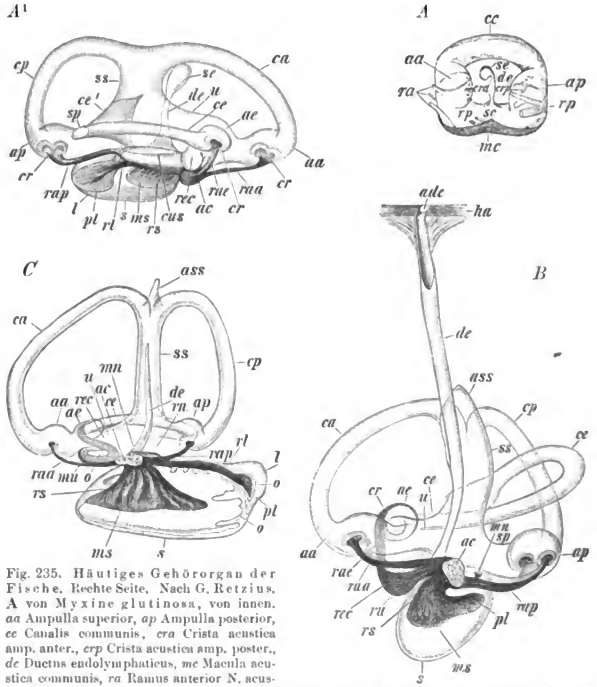


Fig. 235. Häutiges Gehörorgan der Fische, Rechte Seite. Nach G. Retzius. **A** von Myxine glutinosa, von innen. *aa* Ampulla superior, *ap* Ampulla posterior, *cc* Canalis communis, *cra* Crista acustica amp. anter., *crp* Crista acustica amp. poster., *de* Ductus endolymphaticus, *mc* Macula acustica communis, *ra* Ramus anterior N. acustici, *rp* Ramus posterior N. acustici, *sc* Saccus communis, *se* Saccus endolymphaticus. **A¹** von Acipenser sturio, von aussen gesehen, **B** von Chimaera monstrosa, von innen gesehen. **C** von Perca fluviatilis, von innen gesehen. *aa* Ampulla anterior, *ac* N. acusticus, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *ass* Apex sinus superioris, *ca* Canalis superior, *cc*, *ce* Canalis lateralis, *cp* Canalis posterior, *cr* Crista acustica amp., *cus* Canalis utriculo-sacularis, *de* Ductus endolymphaticus, welcher sich bei *adc* nach aussen durch die Haut *h* öffnet, *l* Lagena cochleae, *mn* Macula ac. neglecta, *ms* Macula acustica sacculi, *mu* Macula acustica recessus utriculi, *o* Otolithen (des Recessus utriculi, des Sacculus und der Lagena), *pl* Papilla acustica lagenae, *raa* Ramulus ampullae anterioris, *rae* Ramulus ampullae externae, *rap* Ramulus ampullae posterioris, *rec* Recessus utriculi, *rl* Ramulus lagenae, *rn* Ramulus neglectus, *rs* Ramulus sacculi, *ru* Ramulus recessus utriculi, *s* Sacculus, *se* Saccus endolymphaticus, *sp* Sinus utriculi posterior, *ss* Sinus utric. superior, *u* Utriculus.

Digitized by Google

naler Zeit nicht mehr in einer solchen, sondern wird, wie dies schon früher beim Kopfskelett betont wurde, in das Schädelskelett mit einbezogen und geht sozusagen in ihm auf. Ja es können bei teilweisem Schwund des eigentlichen Labyrinthknorpels andere, dem Gehörapparat ursprünglich fremde Kopfknochen zur Umschliessung desselben beigezogen werden (viele Teleostier).

Bei gewissen Telostiern (Siluroiden, Gymnotiden, Characiniden, Cobitiden, Clupeiden und Cyprinoiden) bestehen Beziehungen des Gehörorgans zur Schwimmblase. Diese werden hergestellt durch eine in Aussackungen der Dura mater liegende Knochenkette („Weber'scher Apparat"), deren Einzelglieder Abkömmlinge, bezw. Umwandlungen gewisser Teile der vier vordersten Wirbel und ihrer zugehörigen Rippen darstellen. Durch diesen Apparat, der in die engsten Beziehungen zum häutigen Labyrinth, bezw. zu den lymphatischen Räumen des Gehörorgans, des Schädels, des Cöloms und der Schwimmblase tritt, sollen dem Centralorgan die verschiedenen Füllungszustände der Schwimmblase übermittelt werden (?).

Was das Gehörorgan der **Dipnoër**[1]) betrifft, so ist es im allgemeinen nach dem Fischtypus gebaut, und zwar zeigt es die nächste Verwandtschaft mit dem der Selachier und besonders mit dem der Chimären.

Amphibien.

Wenn sich auch bei Amphibien ein Anschluss an die Dipnoër und Fische nicht verkennen lässt, so existieren doch gewisse bemerkenswerte Unterschiede. Diese betreffen vor allem die Lagena, welche sich — und dies gilt namentlich für die Anuren — immer mehr von dem Lumen des Sacculus emanzipiert, und unter nahen Beziehungen zum perilymphatischen System, eine höhere Entwickelung erreicht. Dadurch erfährt der Sacculus bei Anuren eine beträchtliche Reduktion, während er bei Urodelen eine im Verhältnis zur oberen Labyrinthpartie grössere Ausdehnung zeigt als bei Fischen.

Den ersten Anfängen einer Pars basilaris, bezw. einer Papilla basilaris lagenae begegnet man schon bei gewissen Urodelen, jedoch liegt sie hier noch innerhalb der Lagena, und zwar in der oberen, an den Sacculus angrenzenden Portion derselben. Es handelt sich also noch um keine wirkliche Pars basilaris mit Knorpelrahmen. Ein solcher, d. h. eine Membr. basilaris im Sinne der höheren Vertebraten, erscheint erst bei den Anuren, bei welchen die sehr verdickte Wand der Lagena an der betreffenden Stelle eine kleine eigentümliche Ausbuchtung erfährt. Lagena und Pars basilaris öffnen sich jetzt unabhängig voneinander, wenn auch in sehr nahen Lagebeziehungen, in den hinteren Abschnitt des Sacculus.

[1]) Bei Protopterus erzeugt der bauchig erweiterte Saccus, bezw. Ductus endolymphaticus eine Menge von schlauchförmigen, von Otolithen erfüllten Divertikeln. Das Schlauchsystem bedeckt fast die ganze Rautengrube und reicht bis zum Austritt des I. sensiblen Spinalnerven nach rückwärts. Die Schläuche der einen Seite kommunizieren nicht mit denjenigen der anderen Seite, sondern greifen bloss zwischen einander hinein (R. Burckhardt).

Digitized by Google

Somit tritt zu den obengenannten Nervenendstellen der Fische im Gehörorgan der Amphibien noch eine weitere hinzu, nämlich die Papilla acustica basilaris lagenae.

Der Ductus endolymphaticus kann, wie dies auch bei gewissen Teleostiern der Fall ist, eine sackartige Erweiterung erfahren, und indem die Otolithen-Massen enthaltenden Säcke von beiden Seiten entweder an der dorsalen oder zugleich auch an der ventralen Zirkumferenz des Gehirnes enge zusammentreten, kann letzteres in einen förmlichen Kalkgürtel zu liegen kommen. Dieses gilt z. B. für Anuren, und zugleich zieht sich hier der dorsale Teil jenes Kalkgürtels nach rückwärts in ein unpaares Gebilde aus, welches, dorsal vom Rückenmark liegend, durch den ganzen Spinalkanal bis zum Steissbeine sich erstreckt. In der Höhe der Foramina intervertebralia sendet dasselbe paarige Querfortsätze ab. Diese begleiten die Wurzeln der Spinalnerven durch die Foramina, erreichen die Spinalganglien und bedecken dieselben verschiedenartig, indem sie die sogenannten „Kalksäckchen" bilden. Dieser ganze vertebrale Teil des Sacksystemes besteht aus zahlreichen, kleinen, von Pflasterepithel ausgekleideten Schläuchen, welche haufenweise zusammenliegen, miteinander kommunizieren und von einem reichen Kapillarnetz umwickelt sind.

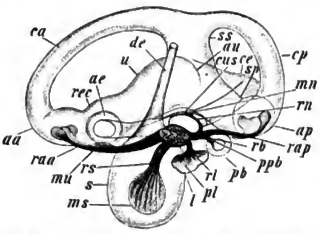


Fig. 236. Häutiges Gehörorgan von Rana esculenta, von innen. Rechte Seite. Nach G. Retzius. *a* Canalis superior, *aa* Ampulla superior, *ae* Ampulla lateralis, *ap* Ampulla posterior, *au* Apertura utriculi, *cc* Canalis lateralis, *cp* Canalis posterior, *cus* Canalis utriculo-sacculari, *de* Ductus endolymphaticus, *l* Lagena cochleae, *mn* Macula ac. neglecta, *ms* Macula ac. sacculi, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *ph* Pars basilaris cochleae, *pl* Papilla ac. lagenae, *ppb* Papilla ac. basilaris, *raa* Ramulus amp. superioris, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rb* Ramulus basilaris, *rec* Recessus utriculi, *rl* Ramulus lagena, *rn* Ramulus neglectus, *rs* Ramulus sacculi, *s* Sacculus, *sp* Sinus utriculi posterior, *ss* Sinus utriculi superior, *u* Utriculus.

Der zwischen dem häutigen Labyrinth und den umgebenden Hartgebilden befindliche Lymphraum, das Cavum perilymphaticum, steht bei Amphibien mit der Schädelhöhle medianwärts durch einen Gang, den **Ductus perilymphaticus** (Aquaeductus cochleae der menschlichen Anatomie), in Verbindung. — Diese neue Einrichtung setzt sich auf die Amnioten fort. Über die Differenzen, welche hinsichtlich des perilymphatischen Systems zwischen Urodelen und Anuren bestehen vergl. H. S. Harrison.

Ein weiterer Fortschritt den Fischen gegenüber besteht bei Amphibien in der allmählichen Anbahnung, bezw. Erwerbung eines Mittelohres. An der Aussenwand der knorpelig-knöchernen Gehörkapsel liegt eine Öffnung, die sogenannte Fenestra vestibuli (ovalis), welche durch die Stapes-Platte oder das Operculum[1])

1) Bei den Gymnophionen wird die Stapesplatte von der Arteria stapedialis durchbohrt.

Digitized by Google

verschlossen wird. Von letzterer erstreckt sich ein kurzer Knorpel- oder Knochenstab — die Columella (Stilus s. Plectrum) — zum Quadratum und Paraquadratum. (Über die morphologische Bedeutung dieses Apparates vergl. das Kopfskelett.) Bei vielen Amphibien, sowie bei allen höheren Vertebraten besteht noch eine zweite Öffnung an der äusseren Wand der Ohrkapsel, die sogenannte Fenestra cochleae (rotunda).

Erst in der Reihe der Anuren (z. B. bei den Raniden) treten eine Paukenhöhle (Cavum tympani), ein Trommelfell und eine in den Rachen mündende Ohrtrompete auf[1]). Das Trommelfell liegt im Niveau der äusseren Haut und ist in einen Knorpelring eingelassen. Stapes und Columella bestehen teils aus Knorpel, teils aus Knochen; die Columella befestigt sich distalwärts mit zwei Fortsätzen einerseits am Trommelfell, andererseits am paroccipitalen Abschnitt des Schädels. Ihr proximales Ende verbindet sich mit der Stapesplatte. Bei den Aglossa fliessen die beiden Tuben pharyngealwärts in eine einzige Mündung zusammen.

Das Gehörorgan der Gymnophionen schliesst sich in allen wesentlichen Punkten dem der Urodelen an.

Reptilien und Vögel.

Auch bei Sauropsiden, wo wir bei den Cheloniern in mancher Hinsicht Anschlüsse an das Gehörorgan der Urodelen treffen, beziehen sich die Hauptveränderungen auf die Schnecke, und wir können hierbei eine regelmässige Fortentwickelung von den Cheloniern und Ophidiern bis zu den Sauriern und Krokodiliern konstatieren.

Bei den ersteren ist die Schnecke aus einer fast gänzlichen Verschmelzung[2]) der Lagena und der Pars basilaris hervorgegangen und mündet (im Gegensatz zu den Anuren) jetzt nur noch mit einer Öffnung in den Sacculus (Fig. 237). Sie wächst immer weiter kanalartig zum „Ductus cochlearis" aus und erfährt schliesslich bei Krokodilen und Vögeln eine Krümmung, sowie eine schwache Spiraldrehung. Hand in Hand damit geht eine immer schärfere Differenzierung der Lamina (Membrana) basilaris und der Papilla acustica basilaris. Beide strecken sich mehr und mehr in die Länge, und zugleich ist eine **Scala tympani** und **vestibuli** schon deutlich angelegt.

Bei den Sauriern trifft man die allerverschiedensten Typen des Gehörorganes; manche sind, was die Membrana basilaris betrifft, kaum höher entwickelt als die Ophidier (Phrynosoma, Pseudopus, Anguis). Bei Iguana ist schon ein Fortschritt gegen Lacerta und die übrigen höheren Saurier hin zu bemerken. Die Lamina basilaris ist mehr in die Länge gezogen, und die Lagena mit ihrer Papille tritt in den Hintergrund. Bei Aciantias und Platy-

[1]) Die Pelobatiden besitzen so wenig als die Urodelen und Gymnophionen ein Trommelfell und eine Paukenhöhle.

[2]) Gleichwohl lässt sich auch hier noch eine hintere Portion (Pars basilaris) von einer vorderen (Lagena) deutlich durch eine ins Lumen vorspringende Leiste unterscheiden. Dies gilt z. B. für Lacerta (H. Spencer-Harrison).

Digitized by Google

dactylus sind diese Verhältnisse noch weiter gediehen, und Plestiodon, sowie Egernia vermitteln durch ihre noch höhere Entwickelungsstufe eine Verbindung mit den Krokodiliern. So

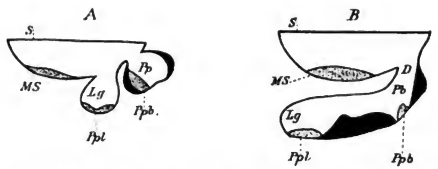


Fig. 237. Verhalten der Lagena, bezw. der Pars basilaris bei Anuren (A) und Sauropsiden (B). Grobes Schema. Nach H. Spencer-Harrison. D Ductus sacculo-cochlearis, *Lg* Lagena, *MS* Macula sacculi, *Pb* Pars basilaris mit dem Knorpelrahmen, *Ppb* Papilla basilaris, *Ppl* Papilla lagenae, *S* Sacculus.

existiert also eine fortlaufende, ununterbrochene Entwickelungsreihe.

Indem also die Schnecke dem Sacculus gegenüber eine immer grössere Selbständigkeit gewinnt, unterliegt der Sacculus selbst bei den verschiedenen Typen den allergrössten Form- und Grösseschwankungen. So ist er z. B. bei Vögeln in der Regel sehr klein, dagegen sehr voluminös bei Sauriern (Lacerta).

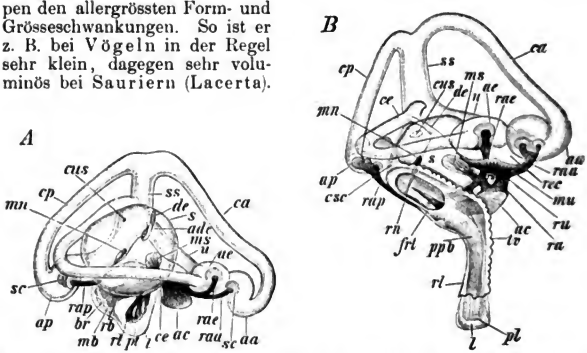


Fig. 238. A Häutiges Gehörorgan von Lacerta viridis, von aussen gesehen. B Dasselbe von Alligator mississipiensis. Rechte Seite. Nach G. Retzius. *aa* Ampulla superior, *ac* N. acusticus, *ade* Apertura ductus endolymph., *ae* Ampulla lateralis, *ap* Ampulla posterior, *br* Ramulus basilaris, *ca* Canalis superior, *ce* Canalis lateralis, *cp* Canalis posterior, *csc* Canalis sacculo-cochlearis, *cus* Canalis utriculo-sacularis, *dc* Ductus endolymphaticus, *frl* Foramen recessus scalae tympani, *l* Lagena cochlea, *mb* Membrana basilaris, *mn* Macula ac. neglecta, *ms* Mac. ac. sacculi, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *pl* Papilla ac. lagenae, *ppb* Papilla ac. basilaris, *ra* Ramus anterior des N. acusticus, *rau* Ramulus amp. superioris, *rae* Ramulus amp. lateralis, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rec* Recessus utriculi, *rl* Ramulus lagenae, *rn* Ramulus neglectus, *rs* Ramulus sacculi, *ru* Ramulus recessus utriculi, *s* Sacculus, *sc* Septum cruciatum, *ss* Sinus utric. superior, *te* Tegmentum vasculosum, *u* Utriculus.

Digitized by Google

Die Kommunikationsöffnung zwischen Utriculus und Sacculus besteht fort, doch erfährt sie eine immer grössere Beschränkung, und dasselbe gilt auch für die Öffnung zwischen Sacculus und Cochlea. Dieselbe kann zu einem Kanal ausgezogen sein (Canalis reuniens), und dies gilt insbesondere für die Vögel, welche durch die Krokodilier mit den Sauriern verbunden werden. Immerhin aber stellen sie im Bau ihres Gehörorganes einen einheitlichen Typus dar, der namentlich durch die besondere Anordnung des hoch geschwungenen vorderen und hinteren Bogenganges und die umgekehrte Einmündung desselben in den Sinus superior (Bogenkommissur) charakterisiert ist.

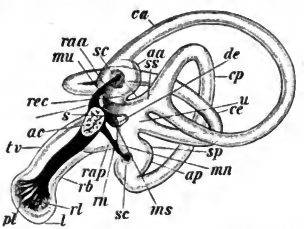


Fig. 239. Häutiges Gehörorgan von Turdus musicus, von innen gesehen. Rechte Seite. Nach G. Retzius. *aa* Ampulla superior, *ac* N. acusticus, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis superior, *ce* Canalis lateralis, *cp* Canalis posterior, *de* Ductus endolymphaticus, *l* Lagena cochleae, *mn* Macula ac. neglecta, *ms* Macula ac. sacculi, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *pl* Papilla ac. lagenae, *raa* Ramulus amp. superioris, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rb* Ramulus basilaris, *rec* Recessus utriculi, *rl* Ramulus lagenae, *rn* Ramulus neglectus, *s* Succulus, *sc* Septum cruciatum, *sp* Sinus utriculi posterior, *ss* Sinus utriculi superior, *te* Tegmentum vasculosum, *u* Utriculus.

Bei andern Vogelgruppen (Schwimmvögel) ist dies noch weniger ausgesprochen als bei höheren.

Was die Paukenhöhle der Sauropsiden betrifft, so setzt sie sich, zumal bei Krokodilen und Vögeln in Nebenhöhlen fort, wodurch lufterfüllte („pneumatische") Hohlräume in den benachbarten Knochen entstehen. Da wo eine Paukenhöhle, bezw. eine Tuba, fehlen, wie z. B. bei Schlangen und Amphisbänen, ist dies als eine Rückbildungserscheinung (Anpassung an die Lebensverhältnisse) zu betrachten [1]). Unter denselben Gesichtspunkt fällt der Mangel eines Trommelfelles und einer Tuba bei Hatteria.

Die Tuben der Chelonier besitzen getrennte Ostia pharyngea. Die Paukenhöhle zerfällt in einen äusseren und inneren Teil. Ersterer wird von dem tief gehöhlten Quadratum umgeben und aussen durch das Trommelfell abgeschlossen, das im Quadratum ausgespannt ist. Mit dem inneren Teil kommuniziert der äussere durch einen Kanal, der entweder ganz vom Quadratum (Testudo u. a.) oder auch noch von Weichteilen begrenzt sein kann (Chelonia, Emys). Durch jenen Verbindungskanal tritt die (einheitliche) Columella, deren eines Ende die Fenestra ovalis verschliesst, während das andere in das Trommelfell eingewebt ist. So viel bis jetzt bekannt ist, lässt sich die Columella der Chelonier so wenig als die-

[1]) Bezüglich der Ophidier verweise ich auf das Kapitel über das Kopfskelett der Reptilien. Ebendaselbst findet man auch das Nötige über die Entwickelung und die morphologische Bedeutung der Ossicula auditiva. Ausdrücklich will ich aber hier noch erwähnen, dass sich das distale Ende der Columella bei Hatteria mit dem Hyoid verbindet.

Digitized by Google

jenige der übrigen Repitilien ontogenetisch auf den Hyoidbogen zurückführen.

Der Schallzuleitungsapparat der Krokodile ist sehr hoch entwickelt und zeigt einen komplizierten Bau. Dies gilt namentlich für die Paukenhöhle und die Ohrtrompeten, welch letztere zu einer einheitlichen Rachenöffnung zusammenfliessen. Von dieser Öffnung gehen drei Kanäle aus, zwei paarige und ein medianer, unpaarer. Alle stehen nach sehr kompliziertem Laufe mit dem Cav. tympani in Kommunikation. Letzteres zeigt ausserordentlich verwickelte Raumverhältnisse, auf deren Schilderung hier nicht näher eingegangen werden kann[1]).

Die Tubae auditivae der Vögel münden, wie bei Krokodilen, vereinigt in einer unpaaren Pharyngealöffnung. Die Paukenhöhle ist sehr geräumig und unregelmässig; ihr Hauptteil wird aussen vom Trommelfell abgeschlossen (s. später).

Die Ohrcolumella besteht, wie dies, abgesehen von den Cheloniern, für die Sauropsiden im allgemeinen gilt, aus einem inneren knöchernen, stabförmigen und einem äusseren, knorpeligen Stück (Stapes und Extracolumella), welch letzteres verbreitert und kompliziert gestaltet ist. Über die Genese ist nichts Sicheres bekannt.

Über den M. stapedius der Sauropsiden vergl. das Kapitel über den Säugetierschädel.

Was nun den Lymphapparat des Gehörorganes betrifft, so kommt das freie Ende des Ductus endolymphaticus bei vielen Reptilien dicht unter die Schädeldecken (Parieto-Occipital-Naht) zu liegen, ja bei Ascalaboten verlässt der Gang sogar die Schädelkapsel, drängt sich zwischen die Nackenmuskeln hinein und schwillt im Bereich des Schultergürtels zu einem grossen, gelappten Sacke an, von dem sich wurstförmige Ausläufer bis zur Ventralfläche der Wirbelsäule und zum submukösen Gewebe des Pharynx hinunterziehen. Auch bis in die Orbita hinein kann sich das Kanalsystem labyrinthisch verzweigen, und stets ist es von einem zähflüssigen, aus minimalen Kalkkristallen bestehenden weissen Otolithenbrei erfüllt, wie dies für den Ductus endolymphaticus aller Vertebraten (in embryonaler Zeit wenigstens) gilt (Wiedersheim).

Bei Vögeln handelt es sich von seiten des Ductus endolymphaticus nie um eine Überschreitung des Schädelraumes.

Wie bei **Anuren**, so liegt auch bei den meisten **Sauriern** das Trommelfell noch ganz frei im Niveau der umgebenden Haut, bei einigen aber, wie z. B. bei Lacerta, Monitor und namentlich bei Ascalaboten, wird es von hinten her von einer kleinen, meist den vorderen Rand des Musculus digastricus einschliessenden Hautfalte ein wenig überdeckt, und gerät so in eine geschützte Lage. So kommt es allmählich zur Bildung eines äusseren Gehörganges. Bei Krokodilen ist schon ein Fortschritt zu bemerken, insofern es zur Ausbildung einer durch Muskeln (M. abductor mandibulae, vom N. facialis versorgt) bewegten Klappe kommt, in welcher sich ein Hautknochen entwickelt. Auch bei **Vögeln**, wie z. B. bei Eulen, kann man von einer beweglichen, häutig-muskulösen Klappe reden, und das Trommelfell erscheint auch hier von der Oberfläche des

[1]) Über die Kommunikation des Mittelohrs mit den aufblähbaren Kopflappen von Chamaeleo vergl. G. Tornier (s. d. Respirationsorgane).

Digitized by Google

Kopfes abgerückt und kommt in den Grund eines kurzen, äusseren Gehörganges zu liegen. Es ist von einem knöchernen Ring umspannt, an dessen Zusammensetzung sich mehrere Knochen des Schädels beteiligen.

Säuger.

Den Anschluss der Säuger an die Reptilien, oder besser vielleicht an die Postreptilien, vermitteln die Monotremen, deren Gehörorgan in mancher Hinsicht demjenigen der Krokodilier und Vögel ähnelt. Die Säugetier-Schnecke erfährt ihre höchste Entwickelung, indem sie zu einem langen, spiralig gewundenen Rohr auswächst[1]). In dieser Spiralwindung der Schnecke, sowie in ihrem feineren histologischen Bau liegt das am meisten charakteristische Merkmal des Gehörorgans der Säugetiere.

Der Hörnerv verläuft in der Achse der Spirale. Entsprechend den starken Krümmungen der Schnecke erscheint auch die Papilla basilaris acustica weit in die Länge gezogen, und die von ihr eingenommene Partie der häutigen Schneckenwand wird Basilarmembran, die gegenüberliegende Wand Membrana vestibularis (Reissneri) genannt. Letztere ist bereits bei Reptilien vorhanden.

Die Papilla acustica lagenae ist, ausser bei den Monotremen, geschwunden. Den Säugern verbleiben somit nur sechs Nervenendstellen. Die M. neglecta fehlt ebenfalls.

Aus der ursprünglichen direkten Kommunikation zwischen der Pars superior und inferior des häutigen Gehörorgans, also zwischen Sacculus und Utriculus, hat sich eine indirekte Kommunikation herausgebildet, derart, dass beide Teile nur noch durch den an seiner Einpflanzungsstelle in das häutige Labyrinth in zwei Äste gespaltenen Ductus endolymphaticus miteinander in Verbindung stehen. Der eine Ast senkt sich nämlich in den Utriculus, der andere in den Sacculus ein.

Das obere freie Ende des Ductus endolymphaticus durchbohrt die mediale Wand der knöchernen Gehörkapsel, gelangt dadurch in den Schädelraum und endigt hier mit sackförmiger Auftreibung innerhalb der Dura mater. So wird ein Austausch von Liquor endolymphaticus einer- und Liquor epicerebralis andererseits ermöglicht.

Was den schallleitenden Apparat betrifft, so erscheint die Membrana tympani in postembryonaler Zeit tief in den äusseren Gehörgang zurückgezogen, und darin liegt den Amphibien und Sauropsiden gegenüber, wo sie ihre ursprüngliche, oberflächliche Lage mehr oder weniger noch beibehält, ein bemerkenswerter Unterschied. Im Cavum tympani, welches zusamt der Ohrtrompete stets gut entwickelt ist, liegen, im Gegensatz zu den Sauropsiden, wo es sich, wie oben erwähnt, nur um eine einheitliche oder in zwei Abschnitte gegliederte Knochensäule (Columella) handelt, drei zu einer Kette gelenkig vereinigte, zwischen

[1]) Der Mensch hat ca. 3, die Cetaceen besitzen $1^1/_2$, das Kaninchen $2^1/_2$, der Ochse $3^1/_2$, das Schwein fast 4 und die Katze 3 Schneckenwindungen. Übrigens schwankt die Schnecke nach Gestalt und Richtung bei einzelnen Typen sehr bedeutend, und dies gilt auch für den Sacculus, sowie für alle Teile der Pars superior des häutigen Gehörorganes.

Digitized by Google

dem Trommelfell und der Fenestra vestibularis (ovalis) ausgespannte Gehörknöchelchen, nämlich der Hammer, der Amboss und der Steigbügel. (Über ihre Entwickelung vergl. den Säugetierschädel).

Im Bereich des Mittelohres finden sich zwei (quergestreifte) Muskeln, der M. stapedius und der M. tensor tympani. Die-

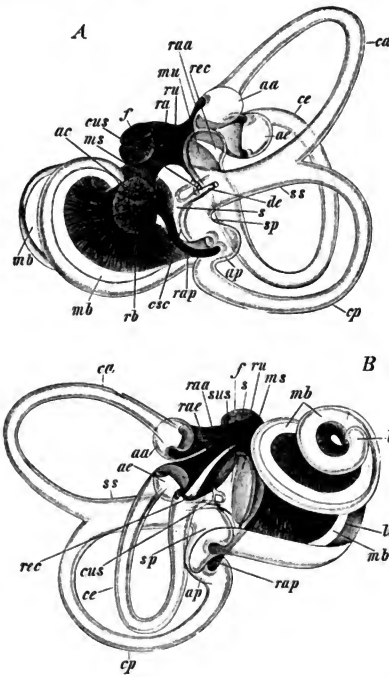


Fig. 240. Häutiges Gehörorgan des Kaninchens, A von innen, B von aussen gesehen. Rechte Seite. Nach G. Retzius. *aa* Ampulla superior, *ac* N. acusticus, *ac* Ampulla lateralis, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis superior, *ce* Canalis lateralis, *cp* Canalis posterior, *csc* Canalis reuniens (Henseni), *cus* Canalis utriculo-sacc ularis, *dc* Ductus endolymphaticus, *f* N. facialis, *l* Lagena, *lis* Ligamentum spirale cochleae, *mb* Membrana basilaris, *ms* Macula ac. sacculi, *mu* Macula ac. rec. utriculi, *ra* Ramus anterior N. acustici, *raa* Ramulus amp. superioris, *rae* Ramulus amp. lateralis, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rb* Ramulus basilaris, *rec* Recessus utriculi, *ru* Ramulus rec. utriculi, *s* Sacculus, *sp* Sinus utriculi posterior, *ss* Sinus utriculi superior, *sus* Sinus utricularis posterior.

selben stehen in wichtigen Beziehungen zur Mechanik der Gehörknöchelchen, bezw. des Trommelfells. Der phyletisch ältere Muskel ist der M. stapedius, dann folgt der M. tensor tympani. Der M. stapedius ist in morphologischer Hinsicht der dorsalen Portion des zum Hyoid laufenden, tiefen Constrictors der Fische, aus welchem auch der hintere Bauch des M. biventer der Säugetiere hervorgeht, zuzurechnen. Dafür spricht auch seine Innervation durch den Facialis.

Digitized by Google

Ein M. tensor tympani kommt nur den Säugern zu und legt sich hier (Homo) ontogenetisch früher an, als der M. stapedius. Er hat sich vom System des Adductor mandibulae, und zwar

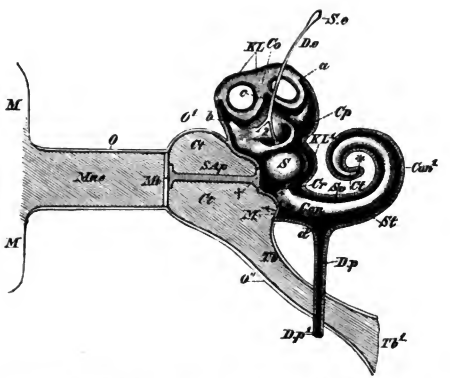


Fig. 241. Schematische Darstellung des gesamten Gehörgans vom Menschen. Äusseres Ohr: *M, M* Ohrmuschel, *Mae* Meatus auditorius externus, *Mt* Membrana tympani, *O* Wand des Meatus auditorius externus. Mittelohr: *Ct, Ct* Cavum tympani, *M* Membrana tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschliesst, *O'* Wand der Tuba auditiva, O^1 Wand des Cavum tympani, *SAp* schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst, *Tb* Tuba auditiva (Eustachii), Tb^1 ihre Einmündung in den Rachen. Inneres Ohr mit zum grössten Teil abgesprengtem knöchernem Labyrinth (*Kl, Kl*), *a, b* der obere und hintere Bogengang, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c, Co* Kommissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, Con^1 knöcherne Schnecke, *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofblindsack erzeugt, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis reuniens, *D.p* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei $D.p^1$ ausmündet, *S* Sacculus, *S.e, D.e* Sacculus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei *2* in zwei Schenkel spaltet, *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) ineinander übergehen. — Der laterale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

speziell von dessen erst bei höheren Formen sich differenzierender Pars pterygoidea abgespalten[1]). Er steht unter der Herrschaft des III. Trigeminus (P. motoria).

---

[1]) Speziell beim Menschen steht er von Anfang an mit dem M. tensor veli palatini in Verbindung.

Bei Ornithorhynchus ist der M. tensor tympani zweigeteilt. Der eine Teil hängt mit der Rachenmuskulatur am hinteren lateralen Choanenrand zusammen, der andere entspringt selbständig an der Labyrinthwand. Beide Teile gehen in dieselbe Endsehne über, welche am Hammer inseriert. Das Ostium pharyngo-tympanicum ist keine Röhre, sondern nur eine Öffnung, so dass man von einer eigentlichen Tuba hier nicht sprechen kann. Der Steigbügel hat, wie bei Echidna, die Form einer Columella. Bei Echidna besteht zwischen dem am Felsenbein entspringenden M. tensor und der Tuba kein Zu-

Digitized by Google

Knöchernes Labyrinth und die Schnecke der Säugetiere.

Nicht überall ist die Umschliessung des häutigen Labyrinthes von seiten der Hartgebilde des Kopfskelettes dieselbe; gleichwohl aber spricht man in der ganzen Tierreihe, wie früher schon angedeutet, von einem häutigen und knöchernen Labyrinth und bezeichnet die einzelnen Partien des letzteren mit dem Namen der unterliegenden, häutigen Teile. Bei Säugetieren ist eine knöcherne Labyrinthkapsel, welche durch eine Knochenleiste unvollständig in zwei, den Sacculus und Utriculus umschliessende Abteilungen zerfällt, schon vor der Verknöcherung des übrigen Schläfenbeins vorhanden.

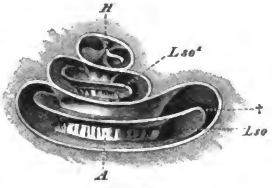


Fig. 242.

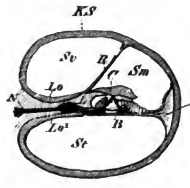


Fig. 243.

Fig. 242. Knöcherne Schnecke des Menschen. *A* Achse, *H* Hamulus laminae spiralis, *Lso*, *Lso*¹ Lamina spiralis ossea, deren freier, von den Acusticusfasern durchbohrter Rand bei † sichtbar ist.

Fig. 243. Querschnitt durch den Schneckenkanal eines Säugetieres. Schema. *B* Lamina (Membrana) basilaris, auf welcher die Sinneszellen liegen, *C* Membrana tectoria, *KS* knöcherne Schnecke, *L* Limbus laminae spiralis, *Lo*, *Lo*¹ die beiden Blätter der Lamina spiralis ossea, zwischen welchen bei *N* der N. acusticus (samt Ganglion, links von *L*) verläuft, *Ls* Ligamentum spirale cochleae, *R* Membrana vestibularis (Reissneri), *Sm* Scala media (häutige Schnecke), *St* Scala tympani, *Sv* Scala vesibuli.

Im Bereich des Sacculus, aus dem, wie schon oben bemerkt, als hauptsächlichstes Gebilde die Schnecke hervorgeht, bilden die knöchernen Hüllmassen des Labyrinths eine knöcherne Achse; rings um dieselbe windet sich in Spiraltouren eine Knochenlamelle (Lamina spiralis ossea), welche in die Höhlung der Schneckenwindung vorspringt, ohne jedoch die gegenüberliegende Wand direkt zu erreichen. Sie wird vielmehr durch zwei lateralwärts divergierende Lamellen fortgesetzt, und diese sind nichts anderes, als die oben schon erwähnte Lamina basilaris und vestibularis, d. h. die zwei miteinander einen Winkel erzeugenden Wände des häutigen Schneckenrohres. Die dritte Wand des letzteren wird durch einen Abschnitt der lateralen Zirkumferenz des knöchernen Schneckenrohres

sammenhang, und ebensowenig hängt hier der Muskel mit der Rachenmuskulatur zusammen. Ein M. stapedius fehlt bei Echidna und Ornithorhynchus spurlos, und die Paukenhöhle ist, wie dies auch für Manis gilt, durch ein horizontales, bindegewebiges Septum in einen oberen und unteren Abschnitt zerlegt. (Bei Manis fehlt der M. tensor tympani.) Der untere Abschnitt gehört dem Rachen, der obere funktionell dem Gehörsinn zu. Beide kommunizieren miteinander. Von Manis aufwärts in der Vertebratenreihe kommt es zu einer immer weiter gehenden Reduktion jenes Septums, doch zeigt sich auch beim Menschen noch der obere Kuppelraum des Cavum tympani von der unteren Paukenhöhle etwas abgesetzt (Eschweiler).

Digitized by Google

ergänzt. Die so im Querschnitt annähernd dreieckig erscheinende häutige Schnecke heisst auch Ductus cochlearis oder Scala media. Es erhellt daraus, dass letztere das Lumen der knöchernen Schnecke lange nicht ausfüllt, sondern dass noch zwei Räume übrig bleiben. Sie sind uns schon beim Gehörorgan der Vögel begegnet und werden als **Scala vestibuli** und **Scala tympani** bezeichnet (Fig. 241—243).

Beide gehören zum perilymphatischen System und stehen, der Scala media im Laufe folgend, über dem blinden Ende der letzteren, d. h. an der sogenannten Cupula terminalis, miteinander in offener Verbindung. Gegen die Paukenhöhle zu wird die Scala vestibuli durch das in die Fenestra ovalis eingelassene Glied der Gehörknöchelchen-Kette, nämlich, durch den Steigbügel (Stapes), die Scala tympani dagegen durch die in der Fenestra rotunda ausgespannte Membrana tympani secundaria abgeschlossen[1]).

Nun liegt aber am Boden der knöchernen Schnecke, nicht weit entfernt von dem runden Fenster, eine Öffnung, und diese führt in einen engen Kanal, der als **Aquaeductus cochleae** bezeichnet wird und der bei den Amphibien bereits aufgeführt wurde.

Histologie der Säugetierschnecke.

Die in der knöchernen Schneckenachse verlaufenden Fasern des Hörnerven biegen im Laufe nach aufwärts seitlich ab und kommen in die zweiblätterige Lamina spiralis ossea zu liegen. An dem freien Rand der letzteren treten sie hervor und strahlen auf der Innenfläche der Lamina basilaris in ihre Endfibrillen aus. Diese treten an die Sinnes-, Haar- oder Hörzellen heran, und letztere sind zwischen den resistenten Stütz- und Isolationszellen oder Bacilli wie in einem Rahmen ausgespannt (Fig. 244). Von der Oberfläche der Bacilli aus zieht sich eine netzartig durchbrochene Haut (Membrana reticularis) lateralwärts, und in deren Maschen sind die Endhaare der Hörzellen eingelassen. Letztere werden von einer soliden Membran — Membrana tectoria (Cortii) — bedeckt, welche vielleicht als Dämpfer wirkt, und welche vom Labium vestibulare der Lamina spiralis ossea entspringt (Fig. 244). Die Basilarmembran besteht in ihrer ganzen Ausdehnung aus hellen, fadenförmigen, sehr elastischen Fasern, deren man beim Menschen zirka 16—20000 unterscheidet.

Äusseres Ohr.

Eine eigentliche **Ohrmuschel** (**Auricula**) tritt erst bei den Säugetieren als eine neue Erwerbung auf. Sie existiert schon bei den Monotremen und steht speziell bei Echidna mittelst des mit ihr ein Continuum ausmachenden knorpeligen Gehörganges mit dem oberen Ende des Hyoids in organischer Verbindung[2]).

[1]) Bezüglich der Verschiedenheiten im Verhalten der Verschlussmittel der Fenestra rotunda, bezw. der Apertura lateralis des Recessus scalae tympani bei Säugern und Sauropsiden, verweise ich auf die Gaupp'sche Arbeit über das Chondrocranium von Lacerta. Dasselbe gilt für den Ductus perilymphaticus (Aquaeductus cochleae).

[2]) Ob dieses Verhalten, wie es den Anschein hat, auf genetische Beziehungen zwischen der Ohrmuschel und dem branchialen Bogenapparat zurückweist, muss die Zukunft lehren. Die betr. Entwickelungsvorgänge, speziell beim Menschen, sprechen entschieden dafür.

Digitized by Google

Bei ihrem Zustandekommen, bezw. bei ihrer weiteren Fortentwickelung, welche, wie wir sehen werden, zu typischen Reliefbildungen führt, spielt die Hautmuskulatur, als treibende und bestimmende Kraft, die wesentlichste Rolle.

Bei höheren Säugetieren[1]) handelt es sich bei der Ontogenese der Muschel und der damit auch hier kontinuierlich verbundenen Pars cartilaginea des äusseren Gehörganges um eine Anzahl von hügeligen Prominenzen, welche dem ersten und zweiten Kiemenbogenwulst aufsitzen und welche die äussere Öffnung der hyoidealen Kiemenspalte (Spiraculum der Fische) begrenzen. Der ventrale

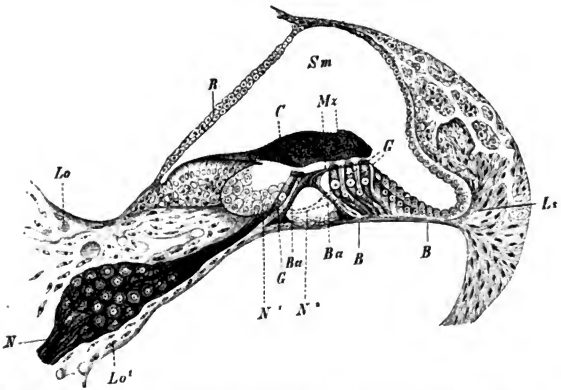


Fig. 244. Das Corti'sche Organ, nach Lavdowsky. *B, B* Lamina basilaris, *Ba, Ba* Bacilli oder Stützzellen, *C* Membrana tectoria (Cortii), *Lo, Lo*¹ die beiden Platten der Lamina spiralis ossea, *Ls* Ligamentum spirale, in das die Basilarmembran ausstrahlt, *Mx* Membrana reticularis, *N* Gehörnerv mit Ganglion, *N*¹, *N*² der in seine Endfibrillen sich auflösende und zu den Gehörzellen (*G, G*) tretende Nerv, *R* Membrana vestibularis (Reissneri) —, *Sm* Scala media.

Abschnitt der letzteren schliesst sich, der dorsale bleibt offen und wird zum Eingang des Meatus auditorius externus. Jene „Aurikularhöcker" werden, indem sie sich zu einem plumpen Ring zusammenschliessen, später zu den charakteristischen Protuberanzen der Ohrmuschel, wie sie in der menschlichen Anatomie unter dem Namen des Tragus, Antitragus, Helix, Anthelix etc. bekannt sind.

Die grosse formelle Variationsbreite der Ohrmuschel in den verschiedenen Gruppen der Säugetiere betrifft namentlich diejenige Partie

[1]) Weitgehende Reduktionen kann die Ohrfalte z. B. bei unterirdisch, oder im Wasser lebenden Säugetieren erfahren. So haben z. B. unter den Pinnipediern nur noch die Otariidae ein „äusseres Ohr", während bei den übrigen die Ohrmuschel bis auf subkutane Knorpelreste schwindet. Die Ohrmuskeln transformieren sich in Anpassung an das Tauchvermögen zu Schliessmuskeln.

Digitized by Google

derselben, welche frei nach oben oder nach hinten absteht. Man pflegt sie als Ohrfalte der basalen Region als Ohrhügelzone gegenüberzustellen (G. Schwalbe) (vergl. Fig. 245 A).

Die unter der Herrschaft des N. facialis stehenden Muskeln, welche das Ohr als Ganzes bewegen, zerfallen bei den meisten Säugetieren, deren Ohren bekanntlich einer viel ausgiebigeren Bewegung fähig sind, als die des Menschen, in folgende Unterabteilungen:

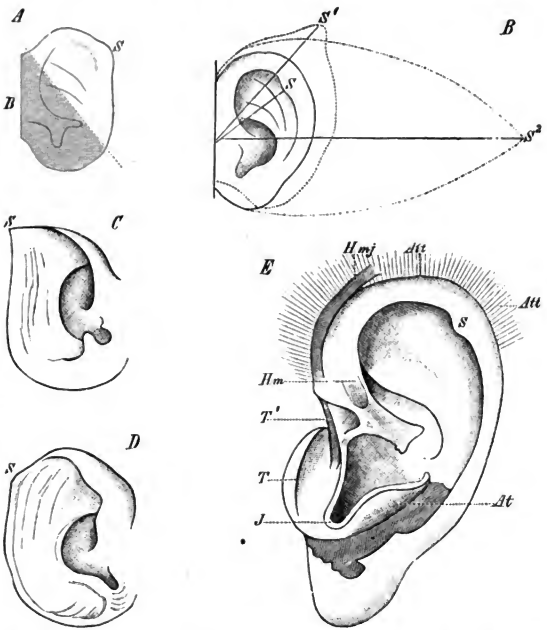


Fig. 245. A Ohrmuschel (Primatenform), an welcher die Ohrhügelzone schraffiert und die Ohrfaltenzone weiss gelassen ist. *B* Basis der Ohrmuschel. B Ohrmuschel des Menschen, des Pavian und des Rindes mit gleicher Basis aufeinander gezeichnet, *S* Spina, d. h. Ohrspitze des menschlichen, S^1 des Pavian- und S^2 des Rindsohres (homologe Punkte). Die von *S*, S^1, S^2 zum vorderen Ohreinschnitt gezogenen Linien bezeichnen die Höhenverhältnisse der drei Ohren. C Ohrmuschel von Macacus rhesus mit Ohrspitze (*S*) nach oben, D von Cercopithecus mit Ohrspitze (*S*) nach hinten, E Ohrmuschel des Menschen von der lateralen Seite mit den Muskeln: *At* Antitragicus, *Att* Attollens auriculae, *Hm* M. helicis minor, *Hmj* M. helicis major, *J* Incisura intertragica, *S* umgerollte Ohrspitze (Spina), *T* M. tragicus, T^1 Inkonstantes Bündel, welches sich vom M. tragicus zum Helixrand hinüberstreckt. Den Figuren A—D liegen die Schwalbe'schen Abbildungen, der Fig. E eine solche von Henle zugrunde.

Digitized by Google

a) Einwärtszieher, Mm. attrahentes s. adductores, b) Heber, Mm. levatores s. attolentes, c) Auswärtszieher, Mm. abductores s. retrahentes, d) Niederzieher, M. depressores und e) Dreher, Mm. rotatores der Ohrmuschel. — Die Dreher und Niederzieher fehlen dem Menschen, und ferner ist zu bemerken, dass bei den Tieren ein Teil der erwähnten Muskelgruppen nicht direkt vom Kopfe, sondern von einem dem Menschen fehlenden Knorpel, dem sogen. Skutulum entspringt. Deshalb kommt bei den Tieren noch eine weitere (dem Menschen fehlende) Muskelgruppe in Betracht, welche das, nach Art eines Sesambeines fungierende Skutulum zunächst feststellen muss, damit die von ihm entspringenden Muskeln auf das Ohr wirken können (M. scutularis).

Die Ohrmuskulatur der Säugetiere macht eine der höheren Entwickelung ihres jeweiligen Trägers parallel laufende Reduktion durch, und auf Grund dessen lassen sich die betreffenden Tierarten in eine gewisse Reihenfolge bringen. Zu unterst stehen die Artio- und Perissodaktyla, dann folgen die Caniden, Feliden und Halbaffen. An diese schliessen sich die Affen an, welche zum Menschen hinüberleiten (vergl. Baum und Kirstein).

Genauere Angaben über die Urgeschichte der menschlichen Ohrmuschel findet man in meinem Buch: „Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit".

Rückblick.

Die spezifischen, perzipierenden, d. h. reizaufnehmenden Elemente der Sinnesorgane sind ektodermaler (epithelialer) Herkunft und setzen sich durch Nervenfasern mit dem centralen Nervensystem in Verbindung. Dies geschieht entweder dadurch, dass die Nervenzelle selbst in eine Faser auswächst, oder dadurch, dass die Sinneszelle erst sekundär von Nervenfibrillen umwachsen wird (Appositionelles Verhältnis). Ersteres Verhalten, das in der Reihe der Wirbeltiere wahrscheinlich einzig und allein beim Riechorgan besteht, ist als das ursprünglichste zu betrachten, und aus diesem Grunde kann man die betreffenden Sinneszellen als primäre Sinneszellen (Neuroepithelien) den übrigen als den sekundären Sinneszellen gegenüberstellen.

Auch das Mesoderm kann sich, allerdings immer nur sekundär, insofern am Aufbau der Sinneswerkzeuge beteiligen, als es stützende, schützende und bewegende Elemente liefert. Dazu kommen noch die Blut- und Lymphgefässe.

In phylogenetischer Beziehung müssen alle Sinnesorgane vom Integument aus ihren Ursprung genommen haben, allein nur ein Teil derselben, die Hautsinnesorgane, verharren zum grossen Teil in dieser ihrer Lage, während andere, zu Organen höherer Ordnung sich differenzierend, bei Wirbeltieren an den Kopf gebunden erscheinen, allwo sie mehr oder weniger tief in Buchten und Hohlräume verlagert sind (Seh-, Geruchs-, Geschmacks- und Gehörorgan).

Die **Hautsinnesorgane** zerfallen, abgesehen von den in allen Wirbeltierklassen vorkommenden, freien Nervenendigungen, je nach ihrem Auftreten bei wasserlebenden oder terrestrischen Wirbeltieren, in zwei grosse Gruppen, die sich in ihrem Auftreten geradezu gegenseitig ausschliessen.

Digitized by Google

So weit es sich um ein feuchtes Medium handelt, begegnet man bei den Sinneszellen stets einer Stab-, Birn- oder Keulen-Form. Die in der Regel in hügel-, knospen- oder plattenförmiger Gruppierung auftretenden Elemente stehen unter der Herrschaft von Nervenbahnen, welche bei der Metamorphose (Amphibien) zusamt den betreffenden Endapparaten wieder verschwinden.

Nur da, wo, wie im Seh-, Geruchs-, Riech-, Geschmacks- und Gehörorgan, durch Drüsensekrete oder die umgebende Lymphe für eine stetige Befeuchtung gesorgt ist, sehen wir die Stab- oder Keulenform auch bei den terrestrischen luftatmenden Vertebraten persistieren, während im Bereich der Haut andere, neue, zelluläre, bezw. korpuskuläre Elemente von verschiedener Form auftreten.

Am **Geruchsorgan** hat man zwei genetisch verschiedene Teile zu unterscheiden: einen centralen bezw. zerebralen und einen peripheren, integumentalen Teil. Aus letzterem geht, unter grubenförmiger Einsenkung des Ektoderms, das Sinnesepithel und in weiterem Sinne die Riechschleimhaut hervor. Die von hier auswachsenden „Riechfäden" erreichen während der Ontogenese eine Ausstülpung des sekundären Vorderhirns, die man als Lobus oder Bulbus olfactorius bezeichnet. Wenn nun auch auf Grund des Vorstehenden der Gedanke an eine Ableitung des Riechorganes von Hautsinnesorganen sehr nahe liegt, so ist doch ein direkter Beweis für jene Annahme bis jetzt nicht zu erbringen, und wir sind von einem klaren Einblick in die Urgeschichte des Riech-Apparates noch weit entfernt.

Bei Fischen stellen die Riechorgane noch blind geschlossene Gruben vor, und erst von den Dipnoërn und Amphibien an kommt es zu einer Verbindung mit der Mundhöhle (Choanen-Bildung). Zugleich treten bei den niedersten terrestrischen (luftatmenden) Wirbelthieren drüsige Elemente und eine grössere Komplikation des nasalen Binnenraumes auf, welch letzterer sich bei den Amnioten durch das Erscheinen von Wulst- und Muschelbildungen noch mehr kompliziert. Diese neue Einrichtung erreicht, unter Vertiefung des gesamten Nasenraumes und unter stetiger höherer Differenzierung des Ethmoidalskeletts eine immer höhere Stufe, woraus eine stetig sich steigernde Ausbreitungsmöglichkeit der Riechschleimhaut resultiert. Zugleich geraten die bei niederen Vertebraten nach vorne, in der axialen Verlängerung der Schädelhöhle liegenden Nasenkapseln unter Herausbildung eines sekundären Gaumens mehr und mehr an die ventrale Seite des Neurocraniums und werden von vorne her durch die äussere Nase überragt, welche unter gleichzeitiger Reduktion der aufsteigenden Fortsätze der Praemaxillaria bei Säugern zum erstenmal als prominentes Organ des Gesichtsschädels imponiert.

Der Anlage eines Organon vomero-nasale (Jakobson'sches Organ) begegnet man schon bei Amphibien, dasselbe kommt aber erst bei Reptilien und in noch weit höherem Masse bei Säugetieren zu höherer Differenzierung. Genetisch ist dasselbe auf das Cavum nasale zurückzuführen, d. h. es stellt ein immer mehr zur Abschnürung kommendes Divertikel desselben dar, welches schliesslich mit der Mundhöhle in Verbindung tritt und so die Perzeption von Riechstoffen vom Cavum oris aus vermittelt.

Das **Sehorgan** der Wirbeltiere nimmt, was die lichtperzipierende Schicht, die Retina, sowie das Pigmentepithel und den Sehnerven

Digitized by Google

anbelangt, seine erste Entstehung vom Gehirn aus. Alle diese Teile sind also, wenn auch nur indirekt, Derivate des äusseren Keimblattes, und sehr wahrscheinlich kommt dabei auch die Anlage des Glaskörpers in Betracht. Doch scheint dabei auch das Mesoderm eine Rolle zu spielen. Direkt aus dem Ektoderm gehen hervor: das wichtigste dioptrische Element, die Linse, sowie die Bindehaut. Die übrigen Bauelemente des Sehorgans, d. h. die Gefässhaut mit der Iris (abgesehen von deren, dem Pigmentblatt der Retina entstammenden M. dilatator und M. sphincter), die harte Haut und der Ciliarmuskel sind mesodermalen Ursprungs. Retina, Chorioidea (plus Iris), Sklera (plus Cornea und einem Teil der Conjunctiva) konstituieren die Wände des Augapfels, während die accessorischen Bestandteile des Bulbus oculi durch äussere Bewegungs-, Schutz- und Befeuchtungsapparate, d. h. durch Muskeln, Drüsen, Lider, Cilien und Brauen, repräsentiert werden.

Wie alle Sinnesorgane, so reagiert auch das Sehorgan sehr fein auf äussere Einflüsse, d. h. es ist, der Umgebung sich anpassend, in seiner Eigenart gleichsam ein Produkt derselben: Mit anderen Worten: je nach verschiedenen Lebensbedingungen wird auch das Sehorgan verschiedene Modifikationen zeigen. So begegnen wir z. B. bei Fischen, deren meist sehr grosse Augen für das Sehen in der Nähe eingerichtet sind, einer mässig gewölbten Cornea, einer kugeligen Linse, sowie einem ganz anderen, auf die Einstellung in die Ferne berechneten Akkommodationsapparat, als bei terrestrischen Tieren. Nach aussen von der Gefässhaut liegen noch eine oder zwei für die Fische spezifische, glänzende Membranen: die Argentea und das Tapetum lucidum, und neben der Eintrittsstelle des Nervus opticus findet sich bei Knochenfischen und bei Amia ein bipolares Wundernetz, die sogen. Chorioidaldrüse. Die Sklera kann verknorpeln oder verknöchern, doch kommt dies auch bei anderen Wirbeltiergruppen (Amphibien und Sauropsiden) vor.

Im Gegensatz zu dem Fischauge ist das Amphibienauge im allgemeinen nur von geringer Grösse und dokumentiert nicht nur keinen wesentlichen Fortschritt, sondern zeichnet sich vielmehr in mancher Hinsicht dem Fischauge gegenüber durch negative Charaktere aus (Fehlen eines Tapetum, einer Argentea, einer Chorioidaldrüse etc.). Die Linse, welche unter der Herrschaft eines, auch die höheren Vertebraten charakterisierenden Ciliar-Muskels steht, ist jetzt nicht mehr kugelig, sondern zeigt eine stärker gewölbte hintere und eine weniger gewölbte vordere Fläche.

Während bei Fischen und Dipnoërn das umgebende feuchte Medium für die Befeuchtung, resp. Reinhaltung der freiliegenden Bulbusfläche genügt, treten von den Amphibien an drüsige, genetisch von der Conjunctiva abzuleitende Organe auf, welche jene Rolle übernehmen.

Die bei Fischen und Dipnoërn noch starren, unbeweglichen Augenlider setzen sich auch bei den Amphibien noch nicht sehr deutlich von der Umgebung ab und stehen überhaupt noch auf niederer Entwickelungsstufe. Der hierin sich aussprechende Mangel wird durch die von den ungeschwänzten Amphibien an auftretenden und durch die ganze übrige, höhere Wirbeltierreihe fortvererbte Nickhaut, die sozusagen ein drittes Augenlid darstellt und unter der Herrschaft eines besonderen Muskelapparates steht, ausgeglichen.

Digitized by Google

Bei Sauropsiden, so namentlich bei Vögeln, erreicht der Augapfel eine im Verhältnis zum Kopf viel beträchtlichere Ausdehnung als bei den Amphibien und zeigt auch vielfach äussere Formunterschiede. Die unter Muskeleinfluss stehenden Augenlider gelangen jetzt auf eine höhere Stufe der Ausbildung, und die Cornea ist sehr stark gewölbt. Der Ciliarmuskel, schon bei Reptilien ungleich besser entwickelt als bei Amphibien, erreicht bei Vögeln unter allen Vertebraten überhaupt den höchsten Grad seiner Ausbildung. Der im Sauropsidenauge auftretende Fächer oder Kamm scheint in wichtigen Beziehungen zur Ernährung des Augeninnern und der Retina zu stehen.

Die Ciliar- und Iris-Muskulatur des Sauropsidenauges ist quergestreift. Bei Reptilien kommen da und dort, bei Vögeln dagegen stets zwei Augendrüsen, eine Tränen- und eine Nickhautdrüse, vor.

Bei den Säugern, zumal bei den Primaten, erscheint der Augapfel ungleich tiefer in die knöcherne Ohrkapsel eingesenkt als bei den meisten übrigen Vertebraten. Infolgedessen treten in der Sklera in der Regel keine Verknorpelungen oder gar Verknöcherungen mehr auf. Der Bulbus ist mehr oder weniger rundlich, und die Cornea besitzt meistens eine ausgesprochene Wölbung. In der Chorioidea, wo es zu feinerer Differenzierung der Gefässschichten kommt, erscheint häufig ein Tapetum fibrosum und cellulosum. Die Ciliar- und Iris-Muskulatur besteht aus glatten Elementen, und die Linse ist auf ihrer hinteren Fläche stärker gewölbt, als auf der vorderen.

Die Pupillenform ist, wie dies auch in allen übrigen Wirbeltierklassen zu konstatieren ist, durchaus nicht immer eine runde, sondern häufig eine eckige, längs- oder querovale.

Die Nickhaut zeigt sich sehr verschieden entwickelt und sinkt bei den höheren Säugern auf die Stufe eines rudimentären Organes herab, und dasselbe gilt auch für die Nickhautdrüse. Dagegen sind bei den Säugetieren zwei neue, an die Augenlider geknüpfte Drüsenapparate, die Glandulae tarsales und ciliares, aufgetreten.

Bei wasserlebenden und auch bei gewissen terrestrischen Säugern erscheint der Tränenapparat in Anpassung an das umgebende Medium mehr oder weniger rückgebildet, und bei unterirdisch lebenden Säugern ist das ganze Auge in regressiver Metamorphose begriffen, eine Tatsache, die auch durch nächtlich, in Höhlen etc. lebende Fische und Amphibien eine weitere Illustration erhält. Dieser Rückbildungsprozess kann hier zum vollständigen Verlust des Sehvermögens führen.

Andererseits aber liegt auch die Möglichkeit vor, dass das Sehorgan in Anpassung an das Leben im Dunkeln eine in ganz bestimmter Weise gerichtete Umbildung erfährt (gewisse Tiefseefische).

Während die Urgeschichte des Riech- und Sehorganes der Wirbeltiere noch im Dunkeln liegt, kann hinsichtlich des Geschmacks- und Gehörorganes wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass dieselben phylogenetisch von Hautsinnesorganen abzuleiten sind.

Was zunächst das **Geschmacksorgan** anbelangt, so lässt sich dasselbe auf die sog. Endknospen, also auf Organe zurückführen, die bei Anamnia ursprünglich an verschiedenen Körperstellen über die äussere Haut zerstreut liegen, die sich aber von den Dipnoërn und Amphibien an auf die Mund- und Rachenhöhle beschränken, bis sie

Digitized by Google

schliesslich bei Säugetieren ihr hauptsächlichstes Verbreitungsgebiet auf der Zunge finden.

Das **Gehörorgan** weist, wie schon die Innervation zeigt, auf jene Hautsinnesorgane wasserlebender Wirbeltiere zurück, die man als Nervenhügel bezeichnet. Der bei denselben häufig in der Ontogenese zu beobachtende Vorgang, dass sie sich nach der Tiefe verlagern und hier zu unterliegenden Skeletteilen Beziehungen gewinnen, muss sich auch unter stetiger, weiterer Fortbildung und Differenzierung der betreffenden Organe, in der stammesgeschichtlichen Entwickelung des Gehörorganes abgespielt und so schliesslich zur Aufnahme des gesamten Apparates in eine knorpelig-knöcherne Hörkapsel geführt haben. Anfangs, d. h. bei niederen Typen, noch eine mehr oder minder grosse Selbständigkeit besitzend, wurde die Hörkapsel im Laufe der Phylogenese immer mehr in das übrige Kopfskelett mit einbezogen und von demselben gleichsam assimiliert.

Das Primäre also ist das mit den betreffenden Sinnesepithelien aus dem Ektoderm sich entwickelnde häutige Gehörorgan. Dieses entsteht in bilateral symmetrischer Anlage zu beiden Seiten des Nachhirns und senkt sich bei weiterer Entwickelung immer tiefer in das mesodermale Gewebe, aus dem später die Skelettteile des Kopfes hervorgehen, hinein. Das Skelettgewebe liefert dann um das in einen Utriculus, Sacculus, in Bogengänge und in eine Schnecke sich differenzierende „häutige Labyrinth" eine feste Aussenhülle, das „knöcherne Labyrinth". — Beide zusammen bezeichnet man als das innere Gehörorgan.

Früher war man gewöhnt, dem ganzen häutigen Labyrinth Hörfunktionen zuzuschreiben, allein man weiss jetzt mit Sicherheit, dass dieselben, was die eigentliche Klanganalyse anbetrifft, wohl einzig und allein der Schnecke zugeschrieben werden dürfen. Da nun ferner erwiesen ist, dass letztere bei vielen Anamnia kaum in den ersten schwachen Spuren auftritt, während der Bogenapparat mit seinen Ampullen längst ausgebildet ist, so wird man zu der Annahme gedrängt, dass es sich bei jenen niederen Formen, wie vor allem bei Fischen und Dipnoërn, noch nicht um ein wohl differenziertes Gehörorgan handeln kann, oder dass doch auf Grund der bei ihnen bestehenden Einrichtungen die Schallperzeption nur erst eine untergeordnete Rolle spielt.

In der Hauptsache handelt es sich dabei, wie Experimente dargetan haben, um einen Gleichgewichtsapparat, der seinem Besitzer bei der Bewegung im Raume zur Orientierung dient.

Somit sind in jenem Organ, das man schlechtweg als Gehörorgan zu bezeichnen pflegt, funktionell zwei verschiedene, architektonisch aber zu einer einheitlichen Masse verbundene Apparate zu erblicken: ein einfacherer, phylogenetisch älterer Orientierungs- und ein ungleich komplizierterer, erst bei höheren Formen ganz allmählich zu voller Entfaltung kommender, eigentlicher Gehörapparat. Ersterer, bei allen Vertebraten prinzipiell gleich gestaltet, stellt das konservative, letzterer das fortschrittliche Prinzip dar.

Während nun die Fische, Dipnoër, Urodelen und Gymnophionen, sowie ein kleiner Teil der Anuren und Reptilien nur ein inneres Gehörorgan besitzen, tritt bei allen übrigen Wirbeltieren ein sogen. mittleres Gehörorgan hinzu, welches phylogenetisch dem Spritzloch

Digitized by Google

gewisser Fische entspricht und wie dieses aus der ersten Kiementasche hervorgeht.

Es besteht aus der sogenannten Paukenhöhle und einer dieselbe mit dem Rachen in Verbindung setzenden Röhre, der Ohrtrompete. Nach aussen durch eine anfangs noch im Niveau der Haut liegende, schwingende Membran, das Trommelfell, abgeschlossen, birgt es in seinem Innern die sogenannten Gehörknöchelchen, welche genetisch auf den proximalen Abschnitt des mandibularen und hyoidealen Bogens zurückzuführen und dafür bestimmt sind, die Schwingungen des Trommelfells auf das innere Gehörorgan zu übertragen.

Ein Teil dieser Ossicula auditus tritt schon bei Urodelen und Gymnophionen in Form des Stapes (Operculum), bezw. der Columella auf, welch ersterer in die hier zum erstenmal erscheinende, aber noch von keinem Cavum tympani umschlossene, sondern frei, d. h. aussen an der Hörkapsel liegende Fenestra ovalis eingelassen ist. Diese Stapesplatte, bezw. die bei höheren Wirbeltieren zwischen Trommelfell und Fenestra ovalis ausgespannten Gehörknöchelchen, pflanzen ihre Schwingungen auf die das häutige Labyrinth umgebende Perilymphe und durch die Erschütterung der letzteren mittelbar auf die innerhalb des membranösen Labyrinthes befindliche Endolymphe fort. Durch diesen Vorgang endlich werden dann die Endhaare der Sinneszellen in Bewegung versetzt und der Reiz von hier aus auf die umspinnenden Nervenfibrillen übertragen. Ob es sich beim Ductus endo- und perilymphaticus um offene Mündungen handelt, mittelst deren diese Gänge mit dem peripheren Lymphsystem in Verbindung stehen, ist noch nicht sicher zu bestimmen.

Zu dem Mittelohr gesellt sich von den Amphibien an noch eine weitere, an der Aussenwand der Ohrkapsel liegende Öffnung, die Fenestra rotunda, hinzu, und bei höheren Formen unterscheidet man endlich als dritte Abteilung des Gehörorganes noch ein äusseres Ohr, welches sich bereits bei Sauropsiden, wo das Trommelfell schon mehr in die Tiefe sinkt, anbahnt. Es handelt sich dabei um die Anlage eines äusseren Gehörorganes, und bei Säugetieren kommt als letzte und jüngste Erwerbung noch eine Ohrmuschel dazu, welche, als Schallbecher fungierend, eine typische Skulpturierung erfährt und genetisch höchst wahrscheinlich auf das Viszeralskelett zurückzuführen ist.

F. Organe der Ernährung.

Darmkanal und seine Anhänge.

Der Darmkanal (Tractus intestinalis) stellt eine mit der Mundöffnung beginnende, den Leibesraum (Coelom) durchziehende und mit dem After[1]) endigende Röhre dar, deren Länge

[1]) Schon bei der Besprechung der Hypophysis cerebri habe ich darauf hingewiesen, dass der Mund der heutigen Wirbeltiere nach C. von Kupffer als eine sekundäre Erwerbung, als ein Neostoma, welchem früher ein Palaeostoma vorherging, aufzufassen ist. Das Neostoma entstand höchst wahrscheinlich durch Zusammenfluss eines Kiemenspaltenpaares, nachdem der kopfwärts sich erstreckende Urdarm eine Verkürzung erfahren hatte. Der After (Anus), der bei vielen Vertebraten direkt aus dem Blastoporus hervorgeht, ist phylogenetisch älter als das Neostoma.

Digitized by Google

in erster Linie von der Qualität der Nahrung abhängt. Bei den Pflanzenfressern trifft man stets grössere Masse als bei Fleischfressern, während die Omniovoren die Mitte halten. So beträgt z. B. die Länge des Darmes bei Schaf und Ziege 27 Körperlängen, beim Rind 20, beim Schwein 14—15, beim Kaninchen 10, beim Hund 6, bei der Katze 4 und bei gewissen Fledermäusen (Rhinopoma) nur $1^1/_2$. Diese Befunde werden auch durch Experimente an Froschlarven, welche einen direkten Einfluss der Art der Nahrung auf die Beschaffenheit des Darmrohres erweisen, gestützt (Edw. Babák, Biolog. Centralbl. 23. Bd. 1903)[1].

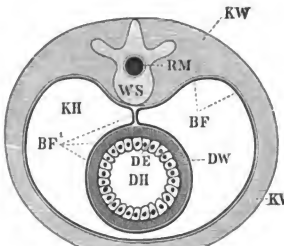


Fig. 246. Querschnitt durch den Wirbeltierkörper. Schema. *BF* das Bauchfell, welches die Leibeswand auskleidet, bei *BF*¹ den Darm überzieht und ihn an der Rückenwand des Körpers durch ein Gekröse (Mesenterium) befestigt, *DE* das Darmepithel, *DH* Darmhöhle, *DW* Darmwand, *KH* Körperhöhle, *KW* Körperwand, *RM* Rückenmark und *WS* Wirbelsäule im Querschnitt.

Die Wandungen des Darmes bestehen aus mehreren Schichten, die sich jedoch in ihrer Zahl an verschiedenen Körperstellen verschieden verhalten. Durch die ganze Länge des Darmkanales hindurch erstreckt sich die als innere Auskleidung dienende Schleimhaut (Mukosa), sowie die nach aussen davon liegende Muskelschicht. Die erstere besteht aus einem dem Entoderm entstammenden epithelialen Blatt und aus Bindegewebe. Letzteres geht allmählich in die locker gewebte Submukosa über, und diese vermittelt ihrerseits die Verbindung mit den unterliegenden Teilen, wie z. B. mit den Muskeln[2]). Die gesamte Bindesubstanz, sowie die Muskulatur des Darmrohres entstammt der Splanchnopleura (vergl. die entwickelungsgeschichtliche Einleitung).

Das Schleimhautepithel kann als das spezifische (verdauende, sezernierende und resorbierende) Darmblatt bezeichnet werden, aus welchem zahlreiche Drüsen ihren Ursprung nehmen.

Die zum weitaus grössten Teil aus glatten Elementen bestehende

---

[1]) Beim Pferd misst der Dünndarm 22 m, das Kolon 3,5 m. Letzteres sowie das Coecum sind sehr weit und fassen zusammen 90 Liter. Ähnliche Verhältnisse zeigen die übrigen Perissodactyla. Beim Tapir beträgt die Totallänge des Darmkanals ungefähr 23 m, beim Kamel 36 m, bei Hippopotamus 50 m. Beim Rind messen Dünn- und Dickdarm zusammen 54 m, beim Schwein nur 19 m, bei Elephas etwa 14—18 m. — Auch die Sirenen haben einen ausserordentlich langen Darm, welcher bei Halicore die Körperlänge 13-, bei Rhytina sogar 20mal übertrifft, resp. übertraf. Auffallend ist dabei die Länge des Kolon, welche diejenige des Dünndarmes entweder erreichen oder sogar weit übertreffen kann.

Bei den Primaten verhält sich der Darmkanal zur Körperlänge im Mittel wie 1 : 5—8. (Über das Nähere vergl. M. Weber.)

[2]) Im Bereich der Submukosa kann sich noch eine glatte Muskelschicht (Muscularis mucosae) einschieben.

Digitized by Google

Muskelschicht zerfällt in der Regel in eine äussere Längs- und eine innere Querlage; sie sorgt für die Peristaltik, d. h. bringt den Nahrungsstoff mit der gesamten epithelialen Innenfläche des Darmes in möglichst innige und allseitige Berührung und schafft die nicht resorbierbaren Stoffe aus dem Körper hinaus.

Nur am Anfangs- und Endstück des Darmrohres (über Ausnahmen vergl. den Fischdarm) findet sich quergestreifte, unter dem Einfluss von Gehirn- resp. Spinalnerven stehende Muskulatur.

Zu diesen drei Schichten der Darmwand kommt noch eine äussere, accessorische Umhüllungshaut, das **Bauchfell** (Peritoneum). Dies ist eine seröse, an ihrer freien Fläche mit Plattenepithelien überzogene Membran, welche den ganzen Leibesraum auskleidet, denselben zu einem grossen Lymphraum gestaltet und welche von der Körperinnenwand auf die inliegenden Eingeweide übergreift. So kann man ein wandständiges (parietales) und ein inneres (viszerales) Blatt unterscheiden. Der Übergang zwischen beiden wird durch das aus zwei Blättern bestehende **Mesenterium** dargestellt, und dieses dient nicht nur als Aufhängeapparat, sondern auch als Leitband für die von der Körperwand auf die Eingeweide übertretenden Gefässe und Nerven, sowie für die vom Darm ausgehenden Chylusbahnen. Die Nerven entstammen weitaus zum grössten Teil dem sympathischen System. Es handelt sich also um ein grosses, von der Körperinnenwand ausgehendes Faltensystem, in das die Viszera z. T. gewissermassen eingestülpt sind.

Der vordere Abschnitt des primitiven Darmrohres[1]) fungiert nicht nur als **Nahrungsweg** sondern auch als **Atmungshöhle**, und zwar beruht das Zustandekommen der letzteren auf folgenden zwei Einrichtungen: Es bildet sich beim Fetus eine Reihe hintereinander liegender, taschenartiger Ausstülpungen der Schleimhaut, gegen welche sich das Ektoderm einsenkt, und welche schliesslich nach aussen durchbrechen können. Zwischen den so gebildeten Öffnungen liegen die uns vom Kopfskelett her bekannten Viszeralbögen, in deren Bereich gewisse Einrichtungen des Gefässsystems entstehen, mittelst deren unter dem Einfluss des vorbeiströmenden Wassers ein beständiger Gasaustausch des Blutes bewirkt wird. Kurz, es kommt zur Entwickelung von **Kiemen.**

Wenn auch die Kiemen nur bei Fischen, Dipnoërn und wasserlebenden (bezw. bei Larven von) Amphibien eine physiologische Rolle spielen, so stellt doch auch bei höheren Wirbeltieren, ehe es bei ihnen zur Bildung eines eigentlichen Gaumens kommt, der hinter den Choanen liegende, grosse Abschnitt des Cavum oris et pharyngis einen gemeinsamen Luft- und Nahrungsweg dar (Fig. 247 A—C).

[1]) Ein in gewissen Embryonalstadien eintretender temporärer Verschluss des Ösophagus durch Zellwucherungen ist eine in der Wirbeltierreihe weit verbreitete Erscheinung. Man begegnet ihr bei allen gnathostomen Vertebraten, vielleicht mit Ausnahme der Säugetiere. Dabei zeigen die Entwickelungsvorgänge, welche den Schwund des Lumens und das Wiederauftreten desselben herbeiführen, bei verschiedenen Wirbeltierklassen eine bis ins einzelne gehende Übereinstimmung. Welche phylogenetische Bedeutung dem „soliden" Ösophagus zukommt, ist nicht ersichtlich. Ein ähnlicher Verschluss des Darmrohres tritt bei Selachierembryonen auch kaudal, und zwar zwischen dem Spiraldarm und der fingerförmigen Drüse auf.

Digitized by Google

Mit der Schaffung eines sekundären Gaumens (Mehrzahl der Amnioten) scheidet sich die primitive Mundhöhle in ein oberes respiratorisches und ein unteres nutritives Cavum, oder in eine Nasen- und in eine sekundäre oder definitive Mundhöhle. Allein diese Trennung ist auch bei den höchsten Wirbeltieren, wie bei den Säugern (Fig. 247 C), keineswegs eine absolute, insofern in jenem zweiten Abschnitt des Vorderdarmes, den man mit dem Namen Schlundkopf (Pharynx) bezeichnet, und der bei Säugetieren und Krokodiliern[1]) durch eine häutig-muskulöse Falte, d. h. durch den sogenannten weichen Gaumen[2]), von der Mundhöhle getrennt ist, Luft- und Nahrungsweg wieder eine Strecke weit gemeinsam sind. Erst vom Eingang in den Kehlkopf an sind und bleiben dann beide definitiv geschieden.

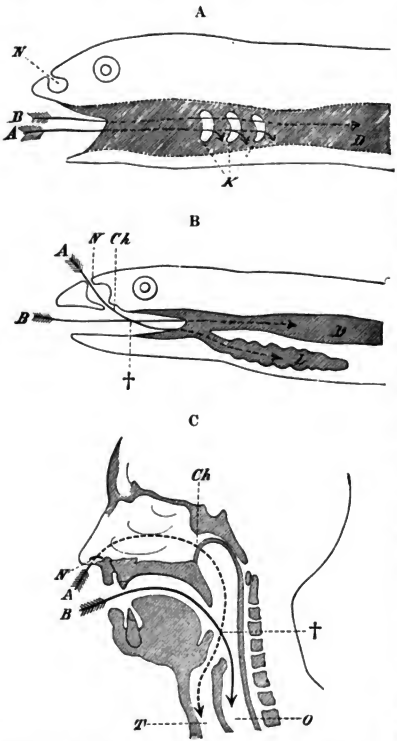


Fig. 247. Schematische Darstellung des Munddarmes der Fische (A), Amphibien, Reptilien (Vögel) (B) und Säuger (C). *Ch* Choanen (hintere Nasenlöcher), *D* Darm, *K* Kiemenlöcher, *L* Lunge, *N* Eingang in die Nasenhöhle, *O* Ösophagus, *T* Trachea. Der mit *A* bezeichnete Pfeil deutet den Luft-, der mit *B* bezeichnete den Nahrungsweg an. Das † zeigt die Kreuzungsstelle beider an.

[1]) Bei Krokodilen besteht die Falte nur aus fibrösem Gewebe. Ein Zäpfchen (Uvula) kommt in guter Ausprägung nur dem Menschen und einigen Affen zu; doch scheinen auch bei der Giraffe und dem Kamel Spuren davon zu existieren.

[2]) Die Muskeln des weichen Gaumens treten von den Vögeln an auf, erreichen aber ihre volle Entfaltung erst bei Säugetieren. Sie sind Abkömmlinge der viszeralen Muskulatur (M. tensor und levator veli palatini, M. palato-pharyngeus, palatoglossus und Azygos uvulae). Nachuntersuchungen erscheinen geboten.

Digitized by Google

Der Darmkanal sämtlicher Wirbeltiere zerfällt — und dies Verhalten muss phylogenetisch sehr weit zurückdatieren — in drei Hauptabschnitte, nämlich in den **Vorder-, Mittel-** und **Hinterdarm.** Ersterer reicht bis zur Einmündung des Gallenausführungsganges der Leber und lässt sich wieder in vier Unterabteilungen zerlegen: in den Mund- oder Kopfdarm (Cavum oris), in den Schlundkopf (Pharynx), den Schlund (Oesophagus) und (falls ein solcher ausgebildet ist) in den Magen (Ventriculus). Der stets den grössten Abschnitt darstellende Mitteldarm steht mit seinem Anfangsstück in wichtigen Beziehungen zur Leber (Hepar, Jecur) und zur Bauchspeicheldrüse (Pankreas). Er wird in der menschlichen Anatomie als Intestinum tenue (Dünndarm) oder auch als Jejunum und Ileum bezeichnet. Der Hinterdarm, das Intestinum crassum (Dickdarm) s. Colon der menschlichen Anatomie, kann in einen solchen im engeren Sinne und in einen End- oder Afterdarm (Rektum) zerfallen. Letzterer kann selbständig, oder zusammen mit den Urogenitalkanälen in eine Kloake ausmünden. Zwischen Vorder- und Mitteldarm, sowie zwischen diesem und dem Hinterdarm findet sich in der Regel eine stärkere, als temporäres Verschlussmittel wirkende Anhäufung der Muskulatur (Valvula pylorica und Valvula ileocolica). Am Übergang des Mittel- in den Enddarm kann ein Blinddarm (Coecum) entwickelt sein.

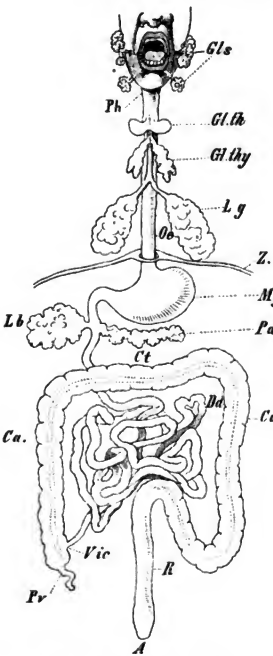


Fig. 248. Schematisches Übersichtsbild über den gesamten Tractus intestinalis des Menschen. *A* Anus, *Ca* Colon ascendens, *Cd* Colon descendens, *Ct* Colon transversum, *Dd* Dünndarm (Mitteldarm), *Gls* Glandulae salivales, *Gl.th* Glandula thyreoidea, *Gl.thy* Glandula thymus, *Lb* Leber, *Lg* Lunge, *Mg* Magen, *Oe* Ösophagus, *Pa* Pankreas, *Ph* Pharynx, *Pv* Processus vermiformis, *R* Rectum, *Vic* Valvula ileo-colica, *Z* Zwerchfell.

Der Verlauf des Darmkanales kann ein gerader oder mehr oder weniger gewundener sein. Im ersteren Falle handelt es sich um primitive Verhältnisse, im letzteren dagegen wird es sich, worauf oben schon hingewiesen wurde, um eine bedeutendere Ausdehnung desselben und infolgedessen um eine Vergrösserung der resorbierenden, verdauenden Fläche handeln.

Digitized by Google

Eine nicht unerhebliche Steigerung dieses Verhaltens resultiert aus der häufig zu beobachtenden Erhebung des Mukosa zu Falten, Zotten und Papillen.

Ein Blick auf die Fig. 248 erläutert den dem menschlichen Tractus intestinalis und seinen Anhangsgebilden zugrunde liegenden Bauplan. Alle jene Anhangsgebilde nehmen ihre erste Entstehung vom Darmepithel aus, sie sind also epithelialer Abkunft und stellen entweder zeitlebens drüsige Organe dar oder legen sich wenigstens ontogenetisch nach dem Typus von Drüsen an. Mesodermale Elemente kommen nur sekundär in Betracht.

Vom Munddarm angefangen, lassen sich folgende Appendikularorgane des Darmes unterscheiden:

1. **Speicheldrüsen** (Glandulae salivales) (Fig. 248 *Gls*).
2. **Schleimdrüsen** (Glandulae muciparae).
3. **Die Schilddrüse** (Glandula thyreoidea) (*Gl.th*).
4. **Die Thymusdrüse** (Glandula thymus) *Gl.thy*).
5. **Die Lungen** (Pulmones) (Schwimmblase) (*Lg*).
6. **Die Leber** (Hepar s. Jecur) (*Lb*).
7. **Die Bauchspeicheldrüse** (Pankreas) (*Pa*).

Dazu kommen noch die in die Darmwand eingebetteten **Magen-** und **Darmdrüsen.**

Vorderdarm.

Munddarm.

Abgesehen von Amphioxus[1]) und den Cyklostomen[1]), von welchen ersterer (vergl. das Kopfskelett) einen von Cirrhusstäben, letztere einen von einem Knorpelring umgebenen Mundeingang, d. h. einen Saugmund, besitzen, sind alle übrigen Vertebraten mit **Kieferbildungen** ausgerüstet[2]).

Eigentliche, d. h. mit Muskeln versehene, fleischige **Lippenbildungen** finden sich erst bei Säugern[3]), und der zwischen ihnen und dem Kieferrand existierende Raum wird als Vorhof des Mundes (Vestibulum oris) bezeichnet. Er kann sich zu sogen. Backentaschen aussacken, welche als Aufbewahrungsort für die Nahrung dienen (viele Affen und Nager). Man unterscheidet ausser den wahren oder inneren, vom Mund aus zugänglichen Backentaschen auch noch äussere oder falsche Backentaschen. Sie stellen von aussen zugängliche, von der Mundspalte unabhängige, auf ihrer Innenseite behaarte Duplikaturen der Wangenhaut dar und werden von der Mundschleimhaut durch den M. buccinator getrennt, während ihre Aussenwand von dem in der Gesichtsmuskulatur

---

[1]) Bezüglich der höchst eigenartigen Organisation der „Kopfregion" des Amphioxus, deren Schilderung den Rahmen dieses Buches überschreiten würde, verweise ich auf die Arbeiten van Wijhe's und Legros'.

Über den Myxinoiden-Mund, der sich aus einer ursprünglich quer gestellten Spalte erst sekundär nach ganz anderer Weise entwickelt, vergl. man Bashford-Dean.

[2]) Lepidosteus, Polypterus, Lepidosiren paradoxa, Protopterus und Anuren besitzen in ihren Jugend-, bezw. Larvenstadien in der Mundgegend saugnapfartige Bildungen.

[3]) Bei Amphibien (Anuren) finden sich den Mundsaum umgebende (glatte) Muskelelemente, die bei der Respiration (s. diese) ein wichtiges Verschlussmittel abgeben.

Digitized by Google

einstrahlenden M. sternocleidomastoideus gebildet wird. Die in ihnen zur Aufspeicherung kommende (Reserve-) Nahrung kann nur mit den Pfoten eingeführt werden. Solche äussere Backentaschen finden sich bei den amerikanischen Geomyidae s. Saccomyidae (Sackmäuse) (M. Weber).

Die die allerverschiedensten Formverhältnisse aufweisenden Lippen der Säugetiere, in Gemeinschaft mit den Backen, sowie mit der beweglichen, muskulösen Zunge ermöglichen das Saugen und stehen auch in wichtiger Beziehung zur artikulierten Sprache des Menschen. Die Monotremen sind die einzigen Säugetiere, welche der Lippenbildungen gänzlich entbehren; die Kieferränder sind hier, ähnlich wie bei Vögeln und Cheloniern, mit einer Hornscheide bekleidet (s. später).

Die **Organe der Mundhöhle** zerfallen in vier Abteilungen, welche die **Zähne,** die **Drüsen,** die **Zunge** und **lymphoide Apparate** in sich begreifen.

Zähne.

An der Anlage der Zähne, welche gänzlich unabhängig vom Endoskelett erfolgt, beteiligt sich sowohl das Ektoderm, als das Mesoderm. In ihrem primitivsten Verhalten stellen die Zähne frei hervorstehende Papillen der Mundschleimhaut dar; erst sekundär wuchert das Schleimhautepithel in die Tiefe, bildet die sogen. Zahnleiste oder den Schmelzkeim und trifft hier auf kuppelförmige Fortsätze des Mesoderms, die man als Zahnpapillen bezeichnet. Letztere entwickeln an ihrer Oberfläche eine Schicht von zylindrischen Zellen, die sogen. Odontoblasten, und diese liefern die Hauptmasse des späteren Zahnes, das sogenannte Zahnbein (Substantia eburnea), während der primäre (ektodermale) Zahnkeim den ungleich härteren Schmelz (Substantia adamantina) mit dem Schmelzoberhäutchen (Cuticula dentis) aus sich hervorgehen lässt. Beide Substanzen, die ekto- wie die mesodermale, kommen bei diesem Bildungsprozess in die allerengste Verbindung, und das Zahnbein zeigt sich von einem System feinster Kanälchen (Canaliculi dentales) durchzogen, in welche sich Ausläufer der Odontoblasten erstrecken. Eine dritte, am Aufbau des Zahnes sich beteiligende Substanz, ist das im Bereich der Zahnbasis oder der Wurzel sich entwickelnde Zement (Substantia ossea), welches mesodermalen Ursprungs ist und in seinem Bau an Knochen erinnert. — Falls es bei der Schmelzsubstanz zu Faltenbildungen kommt, so kann sich das Zement auch zwischen diese hineinziehen.

Im Innern des Zahnes liegt ein Hohlraum (Cavum dentis), welcher von der sogenannten Pulpa dentis erfüllt ist. Diese besteht aus Zellen, Nerven und Blutgefässen, welch letztere durch ein Loch am Zahnwurzelende (Foramen apicis dentis) eindringend, für die Ernährung des Zahnes sorgen, resp. denselben zugleich zu einem feinen Tastwerkzeug gestalten.

Was die Form und die Ausbildung der Zähne betrifft, so sind sie von der Bewegung und Gestalt der Kiefer, bezw. von der Beschaffenheit des Kiefergelenkes abhängig. Genau genommen handelt es sich eigentlich um stetige Wechselbeziehungen zwischen Zahn und

Digitized by Google

Kiefer, und dazu kommt auch noch die gegenseitige Lage der Zähne in den Kiefern, sowie die Verteilung von Dentin, Schmelz und Zement. Je nach dem verschiedenen Härtegrad dieser Substanzen kann sich vor allem die Zahnkrone, und zwar namentlich die Kaufläche durch funktionelle Anpassung sehr verschieden gestalten. In der Regel eilen die Zähne des Oberkiefers den Unterkieferzähnen in weiterer Ausbildung und Differenzierung voraus, eine Tatsache, die wohl auf die Unbeweglichkeit des Oberkiefers bei höheren Vertebraten zurückzuführen sein dürfte.

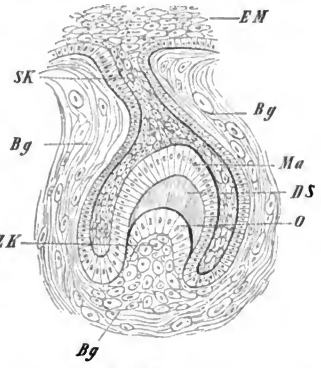


Fig. 249.

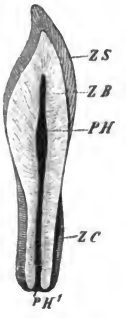


Fig. 250.

Fig. 249. Entwickelung eines Zahnes. *Bg*, *Bg* Bindegewebe, welches das Zahnsäckchen liefert, *DS* Dentinschicht, *Ma* Membrana adamantina, *ME* Mundepithel, *O* Odontoblasten, *SK* Schmelzkeim, *ZK* Zahnkeim.

Fig. 250. Längsschnitt durch einen Zahn, halbschematisch. *PH*¹ Eingang in die Pulpahöhle *PH*, *ZB* Zahnbein (Elfenbeinsubstanz), *ZC* Zahnzement, *ZS* Zahnschmelz.

Bei den meisten unterhalb der Mammalia stehenden Wirbeltieren haben die Zähne im wesentlichen dieselbe Form (homodontes Gebiss), bei den Säugetieren[1]) dagegen kommt es zu Differenzierungen in formell verschiedene Gruppen, welche man als Schneide-, Eck- Back- und Mahlzähne (Dentes incisivi, canini, praemolares et molares) unterscheidet (heterodonter Typus). Während die Schneidezähne meisselartig gestaltet sind, besitzen die Eckzähne eine Kegel- oder Pflockform. Die Praemolaren und Molaren dagegen zeichnen sich durch breite, höckertragende Kronen aus, weshalb man sie auch als Dentes cuspidati, bezw. multicuspidati bezeichnet.

Bei allen unterhalb der Säugetiere stehenden Vertebraten findet in der Regel[2]) ein unbeschränkter Zahnersatz („Dentition") das

[1]) Auch bei Reptilien kann es schon zu reichlichen Differenzierungen des Gebisses kommen (s. später).

[2]) Bei akrodonten Reptilien (s. später) ist der Zahnwechsel durchaus nicht immer ein durchgreifender, d. h. einige Zähne werden gewechselt, andere nicht (Agama colonorum).

Digitized by Google

ganze Leben hindurch statt (polyphyodonter Typus), und diese Regenerationsfähigkeit hat bei niederen Vertebraten auch eine Parallele bei anderen Organen. Bei den Mammalia dagegen werden bei immer höher gehender Spezialisierung des Einzelzahnes und stetig gesteigerten Ansprüchen an die das Material liefernde Schmelzleiste im Laufe der Phylogenie die sich ursprünglich in ununterbrochener Folge ersetzenden Dentitionen der niederen Vertebraten schliesslich zu einigen wenigen „Zahngenerationen", den „Dentitionen" im heutigen Sinne zusammengefasst. Man pflegt dann in der Regel von zwei solchen Zahngenerationen zu sprechen, die man als Milch- und als definitives Gebiss (Dentes decidui et permanentes) bezeichnet (diphyodonter Typus). (Über die Anlage eines „praelaktealen" Gebisses s. später).

In den verschiedenen Zahngenerationen oder Dentitionen, die sich formell gleichen oder mehr oder weniger verschieden sein können, ist also der Ausdruck eines historischen Vorganges, eines Früher und eines Später, zu erkennen. Dabei ist aber zu bemerken, dass sich das Milchgebiss zuweilen (Chrysochloris, gewisse Centetiden) bis in das reifere Alter erhält, so dass also der Zahnwechsel nicht immer auf die Jugendperiode beschränkt ist.

Fische, Dipnoër und Amphibien.

Als die ersten Hartgebilde im Wirbeltierkörper sind, wie schon beim Hautskelett auseinandergesetzt wurde, Zähne und zahnartige Dentingebilde zu betrachten, und zwar von ähnlicher Form, wie sie uns bei den Selachiern in deren Hautzähnen, resp. Plakoidschuppen, heute noch erhalten sind. Auch für die Mundzähne hat man als Urform die einfache Kegelform zu betrachten, hiervon aber sind die Mundzähne der rezenten **Selachier** infolge funktioneller Anpassung schon vielfach abgewichen. Gleichwohl ist auch die erste Zahnanlage der Ganoiden, Dipnoër, Teleostier, Urodelen und Krokodile noch eine primitive und kann wegen ihrer Übereinstimmung mit der Anlage der Plakoidschuppen der Selachier als plakoider Typus der Zahnanlage bezeichnet werden.

Dadurch, dass die Plakoidschuppen des Mundeinganges in Beziehung zur Nahrungsaufnahme traten, d. h. eine neue und wichtige Funktion übernahmen, wurden sie, wie bereits erwähnt, modifiziert und wuchsen zu den gewaltigen Selachierzähnen aus, welche in mehrfachen Parallelreihen hintereinander sitzend, nicht nur zum Ergreifen und Festhalten der Beute, sondern auch als furchtbare Angriffswaffe dienen.

Bei den Anamnia, welche es zur Entwickelung eines knöchernen Kopfskeletts bringen, kann man im allgemeinen drei Gruppen von zahntragenden Belegknochen des Oberkiefers unterscheiden: 1. den Oberkieferbogen (Praemaxillare und Maxillare), 2. den Gaumenbogen (Vomer, Palatinum, Pterygoid), 3. das unpaare Parasphenoid und 4. den Mandibularbogen (Dentale und Spleniale)[1].

Unter den ausgewachsenen Knorpelganoiden finden sich nur bei Scaphirhynchus und bei Polyodon Zähne. Bei Acipenser ruthenus treten sie nur in embryonaler Zeit auf und weisen so

[1]) Die Lage der Selachierzähne entspricht dem Gaumenbogen und dem Spleniale.

Digitized by Google

auf primitive Verhältnisse zurück. Unter den Teleostiern entbehren die Lophobranchier und die Salmonidengattung Coregonus[1]) der Zähne vollständig. Bei Cyklostomen bestehen dieselben nur aus Hornsubstanz. Es findet sich hier kein Schmelzepithel und keine dem Schmelz der Gnathostomen vergleichbare Substanz. Von einer Homologie der Cyklostomenzähne mit den fertigen, oder auch nur in der Entwickelung fortgeschrittenen Hautzähnen der Selachier kann also keine Rede sein.

Bei Knochenganoiden und Teleostiern können nicht nur alle die Mundhöhle begrenzenden Knochen, sondern auch das Zungen-

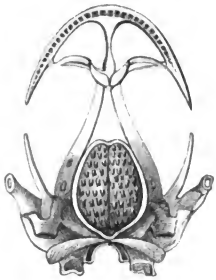


Fig. 251.

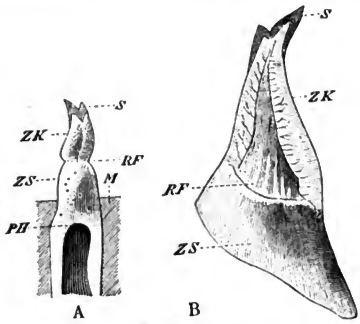


Fig. 252.

Fig. 251. Schädel von Batrachoseps attenuatus, Ventralseite, mit den Parasphenoidzähnen.

Fig. 252. A Zahn aus dem Oberkiefer des Frosches, getrocknet, B Zahn von Salamandra atra. *M* Maxilla, *PH* Pulpahöhle, *RF* Ringfurche, *S* Zahnspitze, von Schmelz überzogen, *ZK* Zahnkrone, *ZS* Zahnsockel.

bein und teilweise sogar die Kiemenbögen („Ossa pharyngea") bezahnt sein. Hier, wie auch am Parasphenoid, sind die Zähne oft hechel- oder bürstenartig angeordnet. Ihre Form kann kegel-, zylinder- oder hackenartig sein; auch meisselartige Zähne kommen vor (Scarus, Sarginae), oder sie bilden ein förmliches Pflaster, sind abgerundet und auf das Zerquetschen der Nahrung berechnet. Ferner kommen haarartig feine, borstenförmige (Chaetodonten) oder säbelförmige Zähne vor (Chauliodus).

Die gänzlich schmelzlosen Dipnoër-Zähne stellen messerartig zugeschärfte, aus der Verwachsung einer grösseren Anzahl von Einzelzähnen hervorgegangen zu denkende Gebilde dar, und zugleich sieht man hier (bei Ceratodus) aufs klarste, dass, wie dies auch für die Amphibien nachgewiesen ist, durch die Verwachsung der aus Knochengewebe bestehenden Basalteile der Zähne der Vomer, das Pterygopalatinum und die Zahnplatten des Unterkiefers gebildet werden

[1]) In sehr frühen Embryonalstadien von Coregonus treten vorübergehend Zahnanlagen auf.

Digitized by Google

(Semon). Nichts deutet bei Dipnoërn auf einen Zahnwechsel hin, dagegen wird der epitheliale Hornüberzug, der wahrscheinlich als eine Schutzvorrichtung gegen die zu grosse Austrocknung der Zahnoberfläche zu betrachten ist, während jeder Schlafperiode erneuert. Dafür spricht, dass der Hornübergang nur bei eingekapselten oder eben aus dem Kokon befreiten Exemplaren von Protopterus in intaktem Zustande angetroffen wird. Bei Ceratodus, der keine Schlafperiode durchmacht, wird jener Hornüberzug nicht beobachtet.

Die oben geschilderte Konkreszenz von Zähnen spielt, wie es scheint, in der Tierreihe nicht jene grosse, von gewissen Autoren angenommene Rolle, welche man früher z. B. der Bildung der mehrspitzigen, resp. mehrhöckerigen Zähne von Heptanchus, Chlamydoselache, der Pflasterzähne von Rochen (Myliobatis und Rhinoptera), der Faltenzähne der echten Crossopterygier, Labyrinthodonten und Ichthyosaurier zugrunde legen zu können glaubte. Dies hat sich als unrichtig herausgestellt, und wahrscheinlich erweist sich jene Annahme auch für den mehrhöckerigen Säugetierbackenzahn als hinfällig.

Unter den Teleostiern handelt es sich bei den Skaroiden erst um den Beginn einer Konkreszenz, da die Einzelzähne hier ihre Individualität noch gewahrt haben, und man bei ihnen nur von einer Zusammenkittung durch Zement, nicht aber von einer wirklichen Verwachsung des Dentinkörpers der Einzelzähne sprechen kann.

Wie es sich bei den Gymnodonten verhält, ist noch unbekannt; dasselbe gilt für die Holocephalen, doch scheint hier eine Konkreszenz recht wahrscheinlich.

Bei Amphibien tritt im allgemeinen dem von Zähnen starrenden Fischschädel gegenüber eine bedeutende Beschränkung in der Zahl der Zähne auf, und zugleich macht sich in ihrer Form ein durchaus einheitlicher Charakter bemerkbar.

Sie sind basalwärts kegelartig verbreitert und sitzen einem Sockelstück auf. Gegen ihr oberes freies Ende zu werden sie schlanker, zeigen eine schwache Krümmung und laufen entweder in zwei (Salamandrinen, Anuren) oder, was das ursprünglichere Verhalten darstellt, nur in eine Spitze aus (Axolotl, Ichthyoden, Derotremen, Gymnophionen).

Was die Verteilung der tief in der Schleimhaut steckenden Amphibienzähne betrifft, so finden sie sich in der Regel am Ober-, Zwischen- und Unterkiefer, sowie am Vomer und Palatinum. Bei gewissen Salamandrinen (z. B. bei der Gattung Spelerpes und Plethodon) zeigt auch das Parasphenoid, wie bei vielen Fischen, eine bürstenartige Bezahnung, und ähnlichen Befunden begegnet man auch bei gewissen fossilen Formen. Das Operculare (Spleniale) des Unterkiefers ist nur bei Salamanderlarven und Proteus bezahnt.

Bei den Larvenformen der Anuren finden sich Hornkiefer und Hornzähne, und ähnliche Bildungen trifft man auch bei Siren lacertina[1]).

Die Kröten (Buforres) und Pipa besitzen keine Zähne.

[1]) Bei den Larven der auf den Salomon-Inseln einheimischen Rana opisthodon bildet sich auf der Schnauzenspitze eine spitze, kegelartige Vorragung, mittelst welcher die Eischale beim Ausschlüpfen des Tieres durchbohrt wird. In funktioneller Beziehung erinnert jenes Gebilde an den „Eizahn" der Reptilien (s. d.).

Digitized by Google

Bei gewissen fossilen Amphibien, wie z. B. bei den Labyrinthodonten und den devonischen Panzerganoiden, zeigt der Schmelz eine ins Innere der Zahnsubstanz sich erstreckende, faltenartige Anordnung. Daher der Name „Labyrinthodonten".

Reptilien und Vögel.

Mit der zunehmenden Festigkeit und Solidität des Kopfskeletts geht bei Reptilien eine stärkere Ausbildung und da und dort auch eine reichere Differenzierung des Gebisses Hand in Hand. Die Zähne sitzen entweder in einer medianwärts offenen Kiefer-Rinne und sind mit der äusseren Zirkumferenz ihrer Basis der Innenfläche derselben angewachsen (pleurodonte Saurier: Lacertilier, Scinke, Amphisbänen u. a.), oder sie sitzen am oberen freien Kieferrand (akrodonte

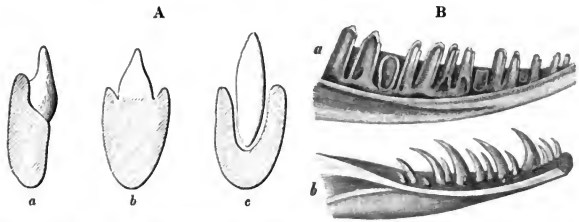


Fig. 253. A Drei Schemate für pleurodonte (*a*), akrodonte (*b*) und thekodonte (*c*) Saurier. B *a* Unterkiefer von Lacerta vivipara, *b* von Anguis fragilis, beide nach Leydig.

Saurier: Chamaeleon), oder endlich sie stecken in Alveolen, wie bei Krokodiliern und zahlreichen fossilen Reptilien (thekodonte Reptilien). (Vergl. Fig. 253, A *a*, *b*, *c*.) Ausser dem Unterkiefer können auch noch die Knochen des Gaumenapparates, d. h. die Palatina und Pterygoidea, bezahnt sein (Eidechsen, Pythonomorphen und Schlangen).

Was die Form der Zähne betrifft, so herrscht der Kegel vor. Die Zähne sind mehr oder weniger zugespitzt und in der Regel von einheitlichem Charakter. Ausnahmen hiervon finden sich übrigens nicht selten. So besitzen z. B. die Lacertilier zweispitzige Zähne, und bei Uromastix spinipes, bei Agamen, sowie bei zahlreichen fossilen Formen erscheint sogar ein heterodontes Gebiss angebahnt. Nicht selten, wie z. B. bei Schlangen, sind auch starke Fangzähne ausgebildet. Auch Reduktionen kommen vor (Typhlopiden u. a.)[1].

Bei Giftschlangen zeigt sich eine wechselnde Anzahl von Oberkieferzähnen in Giftzähne differenziert. So existieren z. B.

[1] Bei Hatteria kann, wenn dies auch individuell wechselt, der Vomer noch bezahnt sein. Erwähnenswert ist auch, dass bei Hatteria ein funktionsloses, embryonales Milchgebiss auftritt, das später wieder verschwindet. Ähnliches gilt auch für Krokodilus porosus und Iguana tuberculata (vergl. H. Spencer Harrison).

Digitized by Google

bei der Kreuzotter (Vipera berus und V. prester) jederseits zehn, in Querreihen angeordnete Giftzähne; die stärkeren stehen nach aussen, die schwächeren Reservezähne wie im Schutze darunter (Fig. 254 A).

Nur einer dieser Zähne ist mit dem Kieferknochen fest verbunden und besitzt ausser seiner eigentlichen Pulpahöhle noch einen, von letzterer halbringförmig umschlossenen Giftkanal (Fig. 254 B, C, *GC*), dessen obere, mit dem Giftdrüsenkanal kommunizierende Öffnung an seiner Basis liegt, während seine Ausmündung in kurzer Entfernung von der Zahnspitze sich befindet. (Vergl. den Pfeil in Fig. 254 A.) Es handelt sich also um ein Doppelrohr von Zahnbein, welches am unteren Ende des Zahnes in eine Hohlrinne ausläuft.

Bei Krokodilen zeigt das Gebiss trotz der gewaltigen Veränderungen, die das Gaumendach im Lauf der Zeit erlitten hat, die geringste Differenzierung innerhalb der stammesgeschichtlichen Entwickelung. Von den ältesten bekannten Vertretern der Krokodile an bis zu den jüngsten ist es sich überaus ähnlich geblieben. Zähne werden nur im Bereich der Kiefer produziert; sie sind formell denjenigen der Sauropterygier sehr ähnlich.

Ein Zahngebilde von besonderer Art stellt der bei Eidechsen- und Schlangen-Embryonen auftretende Eizahn vor. Ursprünglich wohl stets paarig[1]) vorhanden und aus umgewandelten Zwischenkieferzähnen hervorgegangen, überragt der Eizahn seine Nachbarn bedeutend nach Form, Stellung und Grösse. Er ist ein echter Dentinzahn aus der ersten Zahngeneration und von breiter, lanzettartiger Form. Er verwächst mit der Knochenmasse des Zwischenkiefers und ragt an der Schnauzenspitze zwischen den Kiefern wagrecht hervor. Er dient zum Zerschneiden der Eischale und darf nicht verwechselt werden mit der sogenannten Eischwiele der Hatteria, der Krokodile[2]), Chelonier, Vögel und Monotremen. Hierbei handelt es sich um ein rein epitheliales, der Spitze des Oberkiefers vorn und oben aufsitzendes Organ, welches übrigens ebenfalls aus doppelter Anlage hervorgegangen zu denken ist.

Sehr bald nach der Geburt werden der Eizahn sowie auch die Eischwiele abgestossen.

Unter den Reptilien besitzen die Schildkröten, mit Ausnahme einer einzigen Familie, Trionyx (im fetalen Zustande), keine Zähne; die Kieferränder sind hier, ganz ähnlich wie bei Vögeln, von Hornscheiden überzogen. Dass aber Vögel wie Schildkröten von zahntragenden Vorfahren abstammen, wird für erstere durch die oben schon erwähnten fossilen Vögel und für letztere durch Trionyx erwiesen. Eine weitere Bestätigung aber hierfür liegt in der bei Schildkröten (Chelonia midas-) und bei Vogel-Embryonen auftretenden rudimentären Zahnleiste[3]).

---

[1]) Askalaboten und unter den Schlangen die Kreuzotter (Vipera berus).

[2]) Die Krokodile sollen im Bildungsmodus ihrer Eischwiele ein von den Schildkröten und Vögeln abweichendes Verhalten zeigen.

[3]) Diese Zahnleiste erscheint, ganz wie bei den übrigen Reptilien, zunächst auf den Kieferrändern in Form einer flach erhabenen Leiste, später aber wächst sie, wie dort, in das Kiefermesoderm hinab, ohne dass es übrigens zur Umwachsung von Zahnpapillen kommt; es findet vielmehr, entsprechend der nunmehrigen Ausbildung rein epithelialer Hornkiefer, eine Rückbildung der Zahnleiste statt. Die von älteren Autoren beschriebenen

Digitized by Google

Das homodonte Gebiss der fossilen Vögel Amerikas (Odontornithes) sass entweder in eigentlichen Alveolen (Ichthyornis) oder nur in Furchen (Hesperornis), ähnlich wie bei Ichthyosaurus. Der Zwischenkiefer war unbezahnt und scheint einen

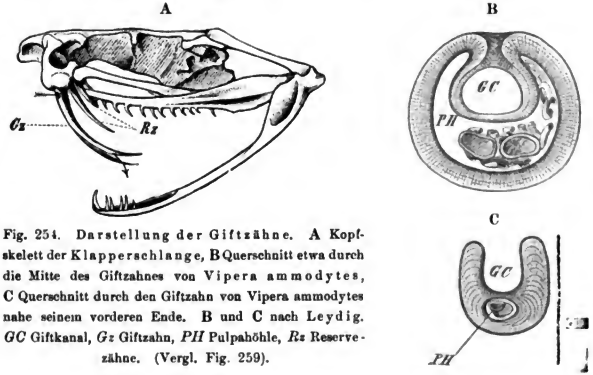


Fig. 254. Darstellung der Giftzähne. A Kopfskelett der Klapperschlange, B Querschnitt etwa durch die Mitte des Giftzahnes von Vipera ammodytes, C Querschnitt durch den Giftzahn von Vipera ammodytes nahe seinem vorderen Ende. B und C nach Leydig. *GC* Giftkanal, *Gz* Giftzahn, *PH* Pulpahöhle, *Rz* Reservezähne. (Vergl. Fig. 259).

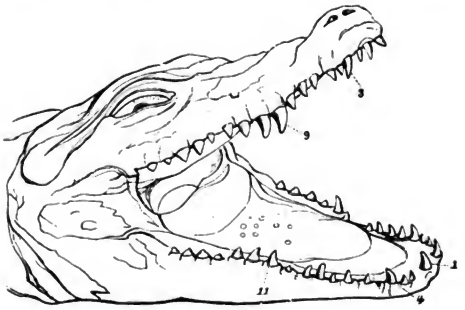


Fig. 255. Die Kiefer des Krokodils (nach Tomes). Der 1., 4. und 11. Zahn im Unterkiefer und 3. und 9. im Oberkiefer sind bedeutend grösser als alle anderen.

hornigen Schnabel besessen zu haben. Alle heutigen Vögel, sowie auch weitaus die meisten Vögel des Tertiärs[1]) und Diluviums,

papillenartigen Erhebungen am Schnabel der Embryonen verschiedener Vogelarten haben mit Zahnanlagen nichts zu tun.

[1]) Eine Ausnahme machen, wie es scheint, nur die fossilen, dem Eocän angehörigen Formen: Argillornis und zum Teil auch Gastornis.

Digitized by Google

sind zahnlos. An die Stelle der Zähne ist der Hornschnabel getreten.

Säugetiere.

Bei Säugetieren geht die Verkürzung der Kiefer, wodurch eine kräftigere Hebelwirkung erzielt wird, mit einer höheren Ausbildung des Einzelzahnes, sowie mit einer gesetzmässigen Reduktion der Zahngenerationen (Dentitionen) Hand in Hand. Es wird sich also in Anpassung an die Art, Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung um ein heterodontes Gebiss handeln, das phylogenetisch aus einem homodonten hervorging. Das häufige Auftreten von rudimentären, funktionslosen Zähnen beweist, dass die Zahl[1]) der Säugetierzähne im Laufe der Stammesentwickelung eine Verminderung erfahren hat, und zwar zeigt sich die Reduktion stets im Unterkiefer weiter fortgeschritten als im Oberkiefer, der auch hierin wie in manch anderer Hinsicht, primitivere Zustände bewahrt hat. Umgekehrt ist eine Steigerung der Zahl der Zähne, wie man ihr in der Reihe der Waltiere begegnet, als eine erst sekundäre, während der Ontogenese vor sich gehende Differenzierung ursprünglich vielhöckeriger Zähne aufzufassen. Der daraus resultierende homodonte, durch kegelförmige Zähne ausgezeichnete Typus ist also nicht etwa im Sinne eines primitiven Verhaltens zu beurteilen.

Wie bereits erwähnt, sind die Zahngenerationen der Säugetiere in der Regel auf zwei beschränkt; man bezeichnet sie als das Milch- und als das definitive oder Ersatz-Gebiss (Dentes decidui et permanentes).

Das Milchgebiss repräsentiert eine historisch ältere Zahngeneration als das Ersatzgebiss. Es stellt aber kein „totes Dokument" (W. Leche) dar, sondern unterliegt zahlreichen Anpassungen, Abänderungen, Rückbildungen etc. Dabei wechseln, wie dies für die Zähne überhaupt gilt, Krone und Wurzel durchaus nicht in gleichem Tempo, sondern die Krone (weil viel mehr mechanischen Einwirkungen unterworfen) ändert leichter ab, als die Wurzel.

In manchen Fällen tritt die eine der beiden Dentitionen nur noch in Rudimenten auf, oder gerät so gut wie ganz in Wegfall. Andererseits finden sich da und dort, wie z. B. am häufigsten bei den ältesten, noch heute existierenden Säugetierformen, den Beutlern, Insektivoren, Nagern u. a., seltener, und dann auch spärlicher entwickelt, bei anderen Säugern, noch Spuren einer dem Milchgebiss einst vorangegangenen Dentition. Man bezeichnet sie als praelakteale Dentition, und wenn man erwägt, dass es auch noch zu einem Ersatz der sogen. Dentes permanentes kommen kann, so ergibt sich daraus die Möglichkeit, bei den Säugern vier oder gar vielleicht noch mehr Dentitionen zu statuieren[2]).

[1]) Um nur ein Beispiel anzuführen, so zeigt der letzte Mahlzahn des Menschen (Dens serotinus [„Weisheitszahn"]) alle charakteristischen Merkmale eines im Schwund begriffenen Organes. Er erscheint zuletzt und geht in der Regel zuerst wieder verloren.

[2]) Durch den Polyphyodontismus der niederen Formen und den Oligophyodontismus der Reptilien gelangen wir zum Diphyodontismus der Säugetiere, welche ihrerseits in ihren höchsten Formen die Neigung haben, mit immer höherer Ausbildung

Digitized by Google

Die Dentes incisivi, canini und praemolares werden in der Regel gewechselt, während die Molaren keine Vorläufer besitzen und deshalb im Sinne einer ersten, d. h. der Milchzahngeneration zu deuten sind, was nicht ausschliesst, dass sich am Aufbau ihres Schmelzorganes die praelakteale und auch die zweite Dentition beteiligen, welche beide, wahrscheinlich beeinflusst durch die allmählich sich vollziehende Verkürzung des hinteren Kieferabschnittes, im Laufe der Phylogenese zeitlich immer näher zusammenrückten und endlich miteinander zusammenfielen. Durch diese Abkürzung oder, wie man auch sagen könnte: Verschmelzung, unterblieb eine Differenzierung in zwei selbständige Anlagen, und von vorneherein wird dann nur ein Zahn angelegt, der heutige Molar.

Dieser Auffassung steht eine andere gegenüber: die späte Entwickelung der Molaren beruht in dem langsamen Wachstum des hinteren Kieferabschnittes, bezw. in dem hierdurch zeitlich beschränkten Wachstum der Zahnleiste, welch letztere erst später sich zu verlängern imstande ist. Die Zahnleiste hat potentiell die Fähigkeit sich bei Säugern, wie bei niederen Wirbeltieren, über den ganzen Kiefer auszubreiten und so lange Zahnanlagen zu bilden, als sich in den Kiefern Raum dafür findet, und das sich entwickelnde starke Knochengewebe keine Hindernisse bereitet. Jene Eigenschaft der Zahnleiste beruht auf ihrer Genese, welche ja bekanntlich auf die Epidermis, bezw. auf die Schleimhaut zurückweist, und diese beiden haben ja auch bei Säugetieren eine grosse Regenerationsfähigkeit bewahrt.

Bei der Bildung der Säugetiermolaren würde es sich also im allgemeinen nicht etwa um die Verwachsung von mehreren Keimen handeln, die mehreren, bei Säugetieren ehemals bestehenden Dentitionen angehörten, und ebenso wenig wäre an eine Beteiligung der praelaktealen und zweiten Dentition während der Ontogenese zu denken. Gleichwohl aber ist diese Angelegenheit noch nicht spruchreif, denn bei Zahnwalen und Manatus will Kükenthal die Beteiligung aller drei Dentitionen sicher festgestellt haben, und derartige Verschmelzungen scheinen auch bei anderen Zähnen, so z. B. bei den Praemolaren der Sciuromorphen, vorzukommen (Adloff). Jedenfalls kann die sogenannte Konkreszenztheorie nicht allein befriedigen, denn nebenher ist auch die Differenzierungstheorie von Cope-Osborn aus dem einfachen Reptilienzahnkegel als wirksam zu denken. Durch das Nebeneinanderhergehen beider Theorien allein fällt ein grosser Teil der Schwierigkeiten für die Erklärung der Wachstumsvorgänge des Gebisses dahin.

Alle Zähne, die ursprünglich in geschlossener Reihe angeordnet zu denken sind, stecken in wohl entwickelten Alveolen. Der Eckzahn (Dens caninus) ist nur als ein differenzierter, besonders bei Carnivoren zur Ausbildung gelangender Praemolarzahn aufzufassen, fungiert als erster Zahn vorne im Oberkiefer (s. s.) und schliesst sich somit an den äussersten (hintersten) der Schneidezähne an,

der einzelnen Zähne monophyodont zu werden. Die „Milchzahnserie" wird also, wie dies für die prälakteale Dentition bereits eingetreten ist, dereinst rudimentär werden, die zweite Dentition in besonders hoch spezialisierten Zähnen persistieren und ein Zahnwechsel unterbleiben.

Digitized by Google

welche oben im Zwischenkiefer, unten rechts und links von der Symphysis mandibulae stehen. Auf die Eckzähne folgen nach rück-

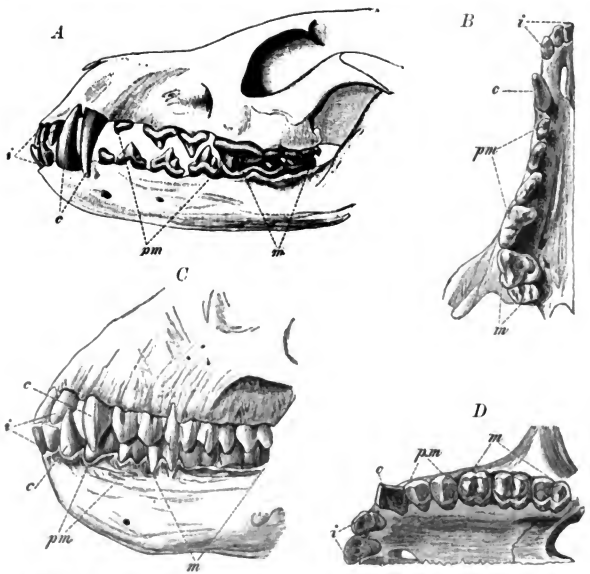


Fig. 256. A Gebiss vom Hund im Profil, B Oberkieferzähne desselben Tieres von der Mundhöhle aus gesehen, C Gebiss des Nasenaffen, im Profil, D Oberkieferzähne desselben Tieres, von der Mundhöhle gesehen. *c* D. canini, *i* D. incisivi, *m* D. molares, *pm* D. praemolares.

wärts die Praemolares und auf diese, am meisten nach hinten im Kiefer liegend, die Molares (Fig. 256)[1]. Zwischen dem Eck-

[1]) Die Zahl, Form und die gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Höcker, bei denen auch eine Neubildung im Sinne progressiver Entwickelung [wie z. B. beim Menschen] eine gewisse Rolle spielen kann, sowie auch die Gesamtform des Einzelzahnes geben wichtige Anhaltspunkte für die Stammesentwickelung vieler Mammalia, wie vor allem der Huftiere. Auf Grund davon zerfallen z. B. die Paarhufer in selenodonte (halbmondzähnige) und bunodonte (höckerzähnige) Formen. Zu den ersteren gehören die Anoplotheridae, Ruminantia etc., zu den letzteren die Suidae und die Hippopotamidae. Zwischen beiden stehen erloschene, alttertiäre Übergangsformen.

Die Urform der mehrhöckerigen Zähne wird durch den Trituberkulartypus der mesozoischen Form Triconodon repräsentiert, und es steht fest, dass mit Ausnahme der Gruppe der „Multituberkulaten“ und des vereinzelten Genus Dricrocynodon die Molarzähne jeder fossilen Säugetierform vom Ende der unteren Kreideperiode bis

Digitized by Google

zahn und den Praemolaren kann ein mehr oder weniger grosser Zwischenraum liegen.

Der Grundtypus der Zahnstellung ist das gegenseitige Alternieren oberer und unterer Zähne; es entsprechen somit die Zähne je eines Kiefers gewöhnlich nicht den Zähnen des gegenüber liegenden, sondern den Zwischenräumen zwischen diesen.

In manchen Fällen persistiert das Schmelzorgan bei allen Zähnen, wodurch ihr Fortwachsen das ganze Leben hindurch ermöglicht wird (Lepus); in anderen Fällen trifft dies nur für die Schneidezähne zu (viele Nager, Elefant). Es soll hier nicht unerwähnt bleiben, dass die mächtig ausgebildeten Nagezähne der Rodentia nicht den ersten, sondern den zweiten Schneidezähnen der anderen Säuger entsprechen. Dies wird durch die Entwickelung, während welcher vor der Anlage des grossen Nagezahnes das Rudiment des ersten Incisivus auftritt, bewiesen.

Was die bereits oben berührte Tatsache bezüglich des Rudimentärwerdens oder gar des gänzlichen Ausfallens einer der beiden

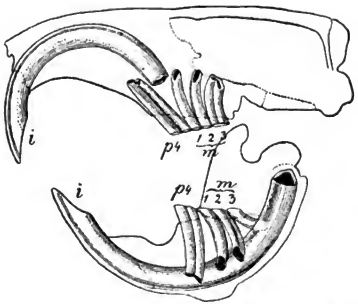


Fig. 257. Umriss des Schädels von Geomys, zur Andeutung der Lage der Zähne. Nach V. Bailey. *i* Incisivi, *m* (*1 2 3*) Molaren, p^4 Praemolaren.

Hauptdentitionen der Säugetiere betrifft, so mag hier noch folgendes erwähnt sein.

Beim Igel, welcher eine Übergangsstufe zwischen dem di- und dem monophyodonten Stadium darstellt, und ebenso beim Maulwurf ist das Milchgebiss zum Teil unterdrückt, bezw. rudimentär. Bei Skalops und Condylura werden die Milchzähne alle, bezw. zum grössten Teil resorbiert, ohne das Zahnfleisch durchbrochen zu haben. Ähnliches kommt bei Pinnipediern (Phoca, Hali

zum Ende der Eocän-Periode nach dem trikonodonten Typus gestaltet waren. Dieser dreispitzige Zahn ist dadurch aus dem kegelförmigen Ur-Zahn hervorgegangen, dass sich neben der ursprünglichen Hauptspitze jederseits noch eine sekundäre Spitze ausbildete. Eine solche Zahnform findet sich auch häufig noch in den vorderen Backzähnen der späteren Säuger, während die hinteren durch Auftreten einer 4. und 5. Spitze eine höhere Differenzierung erfuhren.

Digitized by Google

choerus, Makrorhinus) vor, doch können hier die Milchzähne auch erst kurz nach der Geburt verschwinden[1]).

Der Zahnwechsel erfolgt also in jenen erstgenannten Fällen schon intrauterin, und die Milchzähne kommen gar nicht zur Verwendung. Dasselbe gilt auch für einige Fledermäuse, bei anderen aber erhält sich das Milchgebiss in Anpassung an die Aufzucht des Jungen, welch letzteres sich mittelst desselben an der Zitze der umherflatternden Mutter festhält. Es ist dies ein sehr interessanter Fall von Funktionswechsel, durch welchen ein Organ durch neue Anpassung vom Untergang gerettet wird.

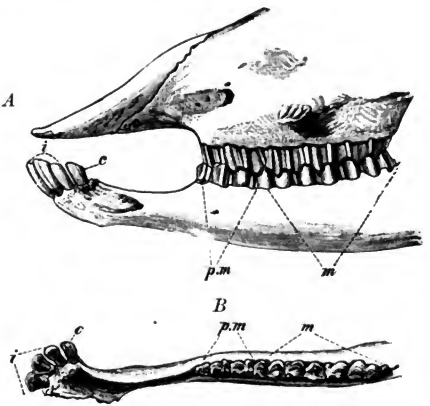


Fig. 258. Gebiss vom Schaf, A im Profil, B Unterkiefer von oben gesehen. *c* Dentes canini, *i* Dentes incisivi, *m* Dentes molares, *pm* Dentes praemolares.

Was oben von dem allmählichen Ausfall der Milchzähne gesagt wurde, gilt auch für gewisse Nager. Hier wie dort bereitet sich jener völlige Verlust[2]) des Milchgebisses vor, welcher für die Soriciden bereits typisch geworden ist.

[1]) Bei den Edentaten weisen die während der Ontogenese noch auftretenden, früher oder später aber wieder der Resorption anheimfallenden Zähne darauf hin, dass es sich um eine Abstammung von zahnreicheren Vorfahren handelt. Auch bei Wiederkäuern treten im Zwischenkiefer ontogenetisch noch Zahnanlagen auf; ja auch bei erwachsenen Wiederkäuern begegnet man zuweilen noch rudimentären Eckzähnen. Auch in zahlreichen anderen Säugetiergruppen weist die Ontogenie auf eine früher formell und numerisch andersartige Bezahnung hin.

[2]) Die mächtigen Nagezähne der Nager haben infolge ihres immerwährenden Wachstums den Zahnwechsel aufgegeben. Gewechselt werden nur die vor den drei Molaren stehenden Prämolaren, und auch diese bei einem Teil der Nager schon intrauterin. Die grosse Zahnlücke zwischen den Nage- und Backzähnen ist hervorgerufen durch eine Reduktion der Incisivi, Canini und Prämolaren. Jene Lücke ist bei den verschiedenen Nagergruppen verschieden gross.

Digitized by Google

In schroffem Gegensatz hierzu stehen die Marsupialier, bei welchen nur der vierte Praemolarzahn gewechselt wird, so dass also hier die zweite Zahngeneration nur durch einen einzigen, zu

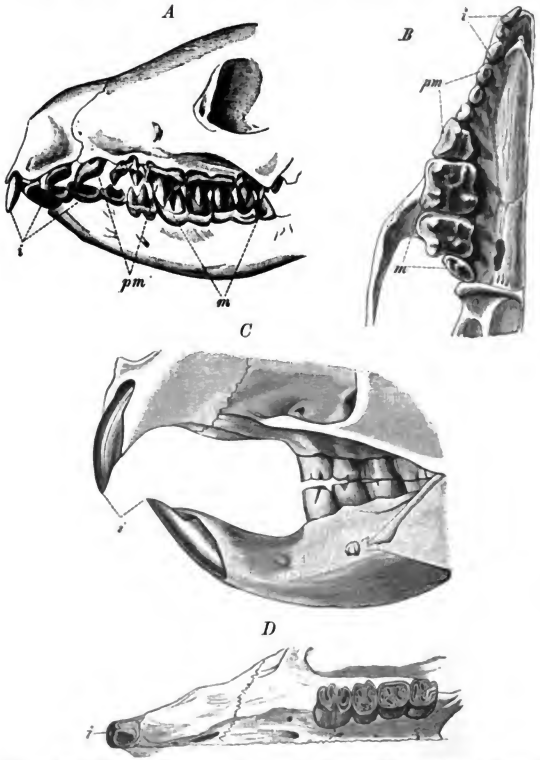


Fig. 259. A Gebiss vom Igel im Profil, B Oberkieferzähne desselben Tieres von der Mundhöhle aus gesehen, C Gebiss vom Stachelschwein im Profil, D Oberkieferzähne desselben Tieres von der Mundhöhle aus gesehen. — *i* D. incisivi, *m* D. molares, *pm* D. praemolares.

voller Ausbildung gelangenden Zahn repräsentiert wird, und das ganze übrige Gebiss mit jener einzigen Ausnahme die erste Zahngeneration darstellt. Übrigens ist bei allen Beutlern die II. Dentition

Digitized by Google

neben allen persistierenden Zähnen vor dem 3. Molarzahn in Form von knospenförmigen Schmelzkeimen vorhanden, welche als „Zukunftszähne" und nicht etwa als Reste von früheren, funktionslos gewordenen Zähnen zu beurteilen sind. Einem ähnlichen Verhalten begegnet man bei Zahnwalen, wo ebenfalls das Milchgebiss unter gleichzeitigem Auftreten von Ersatzanlagen persistiert[1]).

Aus praktischen Gründen, d. h. um einen raschen Überblick über die Anordnung der Zähne bei den Säugetieren zu gewinnen, hat man sogenannte „Zahnformeln" aufgestellt. Die Ziffern über dem Strich bedeuten von links nach rechts die Zahl der Schneide-, Eck-, Back- und Mahlzähne einer Oberkiefer-, die Ziffern unter dem Strich diejenigen einer Unterkiefer-Hälfte.

Also z. B.:

Hund . . . . . $\frac{3 . 1 . 4 . 2}{3 . 1 . 4 . 3} = 42$

Igel . . . . . $\frac{3 . 1 . 3 . 3}{2 . 1 . 2 . 3} = 36$

Stachelschwein . $\frac{1 . 0 . 1 . 3}{1 . 0 . 1 . 3} = 20$

Schaf . . . . . $\frac{0 . 0 . 3 . 3}{3 . 1 . 3 . 3} = 32$

Katarrhine Affen $\frac{2 . 1 . 2 . 3}{2 . 1 . 2 . 3} = 32$

Platyrrhine Affen $\frac{2 . 1 . 3 . 2}{2 . 1 . 3 . 2} = 32$

und $\frac{2 . 1 . 3 . 3}{2 . 1 . 3 . 3} = 36$

Das zahnreichste Gebiss findet sich bei karnivoren Marsupialiern. So lautet z. B. die Zahnformel von

Myrmecobius $\frac{4 . 1 . 3 . 5 \text{ oder } 6}{4 . 1 . 3 . 5 \text{ oder } 6} = 52—56$[2]).

---

[1]) Unter allen Säugetiergebissen nimmt dasjenige von Manatus eine Sonderstellung ein. Einmal besteht das Gebiss beim erwachsenen Tier ausschliesslich aus Molaren, dann aber kommt es unter Entfernung der unbrauchbar gewordenen Zähne noch das ganze Leben hindurch zu ununterbrochener Bildung von neuen Zähnen, ein in der Säugetierreihe einzig dastehendes Verhalten. Die unbegrenzte Vermehrung findet am hintersten Ende jeder Zahnreihe statt, derart, dass der jedesmalige vorderste Zahn nach einiger Zeit verdrängt wird und ausfällt. Auch bei Elefanten findet eine ganz ähnliche Ausbildung von Backzähnen am hinteren Ende und eine Verschiebung nach vorne zu statt, doch ist in diesem Fall die Zahnzahl eine begrenzte, während bei Manatus die Zahl der sich neu anlegenden Zähne eine unbegrenzte ist. Zugleich ist bei Manatus die Zahl der gleichzeitig funktionierenden Backzähne eine hohe und kann bis auf 8—10 in jeder Kieferhälfte steigen. — In embryonaler Zeit treten bei Manatus auch die Anlagen von Schneide-, Eck- und Prämolar-Zähnen auf, was auf eine früher ungleich reichere Bezahnung schliessen lässt. (Bezüglich der Details, wie namentlich hinsichtlich der Anlage der aus dem Material von drei Dentitionen zusammenfliessenden Backzähne verweise ich auf die Arbeit von W. Kükenthal.)

[2]) Die höchste von hederodonten Säugern erreichte Zahl.

Digitized by Google

Im allgemeinen aber besteht für die Marsupialier — und dasselbe gilt auch für die die Stammformen der Eutheria[1]) — folgende Formel:

$$\frac{3 \,.\, 1 \,.\, 4 \,.\, 3}{3 \,.\, 1 \,.\, 4 \,.\, 3} = 44.$$

Sexuelle Unterschiede existieren im Gebiss zahlreicher Säugetiere. Bei männlichen Affen z. B. sind die bleibenden Eckzähne, sowie der erste Praemolarzahn stärker entwickelt als bei weiblichen Tieren. Auch beim Wildschwein, bei Monodon, bei Elefanten[2]) und bei Dugong existieren Verschiedenheiten, welche mit den geschlechtlichen Kämpfen in Zusammenhang stehen. Jenes korrelative Verhältnis zwischen dem Geschlecht und der Ausbildung der Zähne prägt sich auch darin aus, dass nach Kastration eines Ebers die „Hauer" im Wachstum stille stehen.

Viel schwerer verständlich sind die Beziehungen zwischen der Haut, resp. zwischen gewissen Integumentalorganen und den Zähnen. So können Anomalien der Zähne ebensowohl gepaart sein mit Haarmangel (Edentaten, fetale Wale, haarlose Hunde) als mit übermässigem Haarwuchs, wie er sich bei den sogenannten „Haarmenschen" findet.

Die Monotremen besitzen zahnlose, von Hornsubstanz überzogene Kiefer. Dass dies aber nicht der ursprüngliche Zustand ist, erhellt aus der Tatsache, dass Ornithorynchus im Jugendzustand in jedem Ober- und Unterkiefer drei Zähne mit multituberkularer Krone beherbergt. Letztere erinnert an die Zähne mesozoischer Säugetiere. Erst nachdem die Krone durch den Gebrauch abgerieben ist, wird die kurze Wurzel resorbiert, die Zähne fallen aus und werden durch Hornplatten ersetzt.

Bei Echidna ist die Reduktion des Gebisses viel weiter fortgeschritten, und die in früher Embryonalzeit auftretende Schmelzleiste bildet sich bald wieder zurück.

Der während des Eilebens an der Spitze des späteren Zwischenkiefers auftretende Eizahn dient zum Durchschneiden der Eischale, ist also insofern dem gleichnamigen Organ bei Reptilien funktionell gleich zu stellen, kann aber demselben aus genetischen Gründen nicht homologisiert werden. Mit diesem Eizahn ist nicht zu verwechseln die „Eischwiele", welche bei Echidna erst nach dem Verlassen des Eies als Papille an der Schnauzenspitze auftritt.

Der Mangel von Zähnen wird bei den Monotremen durch die Hornpapillen der Zunge ersetzt (Triturationsapparat), und als weiteres Zeichen regressiver Veränderung sind der Verlust der Magendrüsen, die Mehrschichtigkeit des Magenepithels (Triturationsorgan) und die Rückbildung der Kiefer aufzufassen (s. später).

Mundhöhlendrüsen.

Wie die Augendrüsen und die höher entwickelten Hautdrüsen, so treten auch höher differenzierte Sekretionsorgane der Mundhöhle erst bei

[1]) Auch zahlreiche rezente Placentalier sind durch diese Zahnformel charakterisiert.

[2]) Man kennt Stosszähne von Elephas antiquus von 3,38 Meter und ebensolche vom Mammut von gegen 4 Meter Länge, 60 cm Umfang und von gegen 100 kg Gewicht.

Digitized by Google

terrestrischen Tieren, d. h. von den Amphibien an, auf[1]). Sie haben hier die Aufgabe, die mit der äusseren Luft in Berührung kommenden Schleimhäute durch ihr Sekret anzufeuchten und so vor Vertrocknung zu schützen. Anfangs aus fast indifferenten, nur eine schleimige Masse produzierenden Organen bestehend, differenzieren sie sich später in Apparate, deren Sekret zur Chemie der Verdauung in Beziehung tritt, oder das auch, wie bei Giftschlangen und giftigen Sauriern, zu einer furchtbaren Waffe werden kann.

Mit ihrer immer höheren physiologischen Aufgabe geht morphologisch eine immer grösser werdende Mannigfaltigkeit in Zahl und Gruppierung Hand in Hand. Dabei wechselt auch der histologische Charakter der Art, dass man die verschiedensten Drüsenformen unterscheiden kann.

Amphibien.

Abgesehen von den Ichthyoden, Derotremen und Gymnophionen entwickelt sich bei allen Amphibien vom vorderen Teil des Mundhöhlendaches aus eine tubulöse Drüse, welche bei Urodelen ihrer Hauptmasse nach in den Hohlraum des Septum nasale, resp. des Praemaxillare zu liegen kommt (**Glandula intermaxillaris s. internasalis**) (Wiedersheim). Bei Anuren erscheint sie noch weiter nach vorne in das Cavum praenasale und Cavum subnasale gerückt und ist voluminöser; hier wie dort aber münden ihre Ausführungsgänge in der vorderen Kopfgegend am Gaumen aus. Bei Anuren findet sich in der Choanengegend noch eine zweite Drüse, welche ihr Sekret teils in die Choanenöffnung, teils in den Rachen ergiesst (Rachendrüse).

Auch in der Zunge der Amphibien liegen zahlreiche Drüsenschläuche. Besonders reichlich finden sich Drüsen in der Mundhöhle der Gymnophionen.

Reptilien.

Bei Reptilien macht sich den Amphibien gegenüber insofern ein Fortschritt bemerklich, als es schon zu einer Sonderung in Drüsengruppen kommt. So unterscheidet man nicht allein eine der Intermaxillardrüse homologe **Gaumendrüse,** sondern auch noch **Zungen-**[2]**, Unterzungen-**, sowie obere und untere **Mundranddrüsen.**

Durch einen besonders grossen Drüsenreichtum ausgezeichnet sind die Chamäleonten und die Ophidier, bei welch letzteren die Spezialisierung der einzelnen Drüsengruppen am weitesten geht. Aus einem Teil der im Bereich der Oberlippe liegenden **Mundranddrüse** differenziert sich bei Giftschlangen die Giftdrüse oder

[1]) Hinsichtlich der sogen. „Speicheldrüsen" der Petromyzonten verweise ich auf die Arbeit von E. Giacomini. Diese Organe, deren Sekret ein fettartiges zu sein scheint, liegen ventral zwischen dem Mundeingang und dem ersten Paar der Kiemensäcke. Sie sind von Muskelgewebe umgeben und öffnen sich in die Mundhöhle. (Vergl. auch P. Fürbringer.)

[2]) Bei Anguis, Pseudopus und Lacerta ist die Zunge äusserst reich an sezernierenden Elementen, welche sich jedoch nicht zu wirklichen Drüsen angeordnet und differenziert haben; es handelt sich hier um Einsenkungen des Epithels, die von Becherzellen ausgekleidet sind und deutliche Übergänge zur Drüsenbildung aufweisen.

Digitized by Google

Glandula venenata. Sie ist von tubulösem Bau, in eine feste, fibröse Scheide eingepackt und steht unter mächtiger Muskelwirkung, so dass das Sekret mit grosser Energie in den Giftkanal (Fig. 260) und von da in den Giftzahn entleert werden kann.

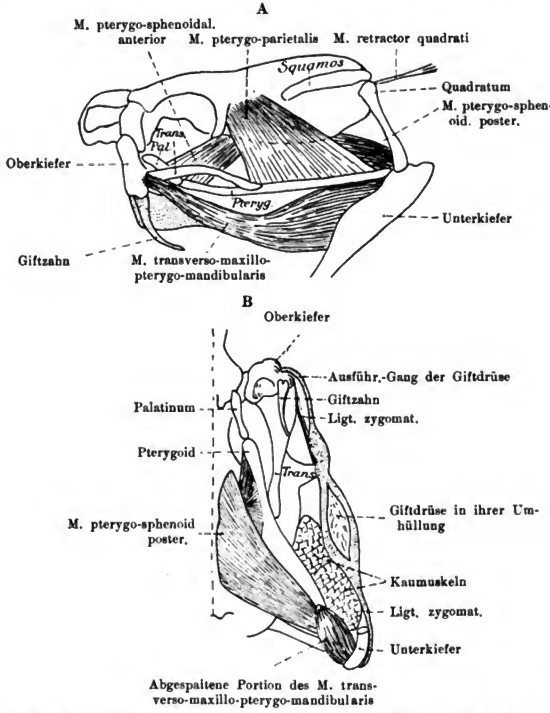


Fig. 260 A. Kopf der Kreuzotter, von der linken Seite. Die Haut, das Jochband mit der Giftdrüse, die Kaumuskeln, die Zähne des Palatinums und Pterygoids sind nicht dargestellt.

B. Kopf der Kreuzotter. Linke Seite von unten. Die Kaumuskeln sind quer durchschnitten. Die Umhüllung der Giftdrüse ist ein Stück weit gespalten. Beiden Figuren nach Kathariner.

Die Giftdrüse liegt in einer taschenartigen Verbreiterung des Ligt. zygomaticum eingeschlossen. Letzteres zieht vorn über die Kaumuskeln hinweg. Indem sich letztere kontrahieren, wird ein Druck

Digitized by Google

auf die die Drüse umgebende fibröse Tasche ausgeübt und so das Sekret in den Ausführungsgang gepresst.

Beim Einhauen des aufgerichteten Giftzahnes in die Beute werden das Pterygoid und das Palatinum, unter gleichzeitigem Nachvornerücken des Quadratums, durch die Mm. pterygo-sphenoidalis posterior und pterygo-parietalis nach vorne gezogen.

Diese Bewegung wird auf das Transversum übertragen, und letzteres endlich richtet den Oberkiefer durch eine Drehung um eine durch die Gelenkverbindung mit dem Praefrontale gehende Querachse auf. Zuvor schon wurde der Unterkiefer gesenkt und dadurch die Mundspalte ad maximum geöffnet, eine Bewegung, die vollkommen unabhängig von der oben erwähnten Schiebebewegung des Pterygoids etc. ausgeführt wird.

Die Aufrichtung des Oberkiefers, bezw. seine Umlegung nach hinten geschieht durch die Mm. pterygo-sphenoidalis anterior und transverso-maxillo-pterygo-mandibularis. Der letztgenannte Muskel verhütet auch eventuell, dass wenn der Zahn in das einen Fluchtversuch machende Beutetier eingeschlagen ist, der Oberkiefer nicht nach vorne umgerissen wird. — Als Hilfsmuskel beim Einhauen des Zahnes, bezw. bei der Abwehr des Zuges, welchen, wie schon angedeutet, der ganze mit dem Oberkiefer verbundene Knochenapparat auszuhalten hat, kommen noch die Mm. retractor ossis quadrati und cervico-mandibularis in Betracht.

Auch eine vom Hinterende des M. transverso-maxillo-pterygomandibularis abgespaltene Portion kann in diesem Sinne gedeutet werden (Kathariner).

Eine giftige Eigenschaft besitzt auch die Unterzungendrüse eines mexikanischen Sauriers, des Heloderma horridum. Sie entleert sich durch vier, den Unterkieferknochen durchbohrende Ausführungsgänge vor den Furchenzähnen des Unterkiefers.

Bei den Seeschildkröten und Krokodiliern finden sich keine grösseren, d. h. zu Gruppen vereinigten Drüsenorgane im Bereich der Mundhöhle. Bei Testudo graeca existieren sehr starke Glandulae sublinguales.

Vögel.

Bei Vögeln — und dies gilt vor allem für Klettervögel — finden sich gut entwickelte Unterzungendrüsen. Dass sie denjenigen der Saurier z. gr. T. homolog sind, kann keinem Zweifel unterliegen, ob aber die in den Mundwinkel einmündende Drüse (Mundwinkeldrüse) der hinteren Oberlippendrüse, resp. der Giftdrüse der Ophidier entspricht, erscheint noch nicht sicher ausgemacht; wahrscheinlich handelt es sich um einen neuen Erwerb. Die medianen Gaumendrüsen der Vögel sind den gleichnamigen der Saurier nicht homolog, und dasselbe gilt für die seitlichen Gaumendrüsen. Lippendrüsen fehlen spurlos. Die Zungendrüsen werden vom Glossopharyngeus, die übrigen Drüsen vom Trigeminus innerviert.

Digitized by Google

Säuger.

Bei Säugern unterscheidet man ihrer Lage nach vier grössere, phylogenetisch z. T. erst sekundär voneinander losgelöste Drüsenkomplexe: 1. die Glandula parotis mit dem Ductus parotideus (Stenonianus), 2. die Gl. submaxillaris mit dem D. submaxillaris (Whartonianus), 3. die Gl. retrolingualis mit dem gemeinsam mit dem D. submaxillaris ausmündenden D. retrolingualis, und 4. die Gl. sublingualis mit mehreren grösseren und kleineren Ausführungsgängen. Alle sind nach dem tubulösen, bezw. tubulo-alveolären Typus gebaut.

Die Gl. parotis, welche, wie ihr Name besagt, in der Regel in der Nähe des äusseren Ohres gelegen ist, entspricht vielleicht der Mundwinkeldrüse der Vögel, keineswegs aber der Giftdrüse der Schlangen (verschiedene Innervation!). Ihre Stammesgeschichte liegt noch nicht klar und weist jedenfalls nicht auf Drüsen am oberen Mundrand zurück. Vielleicht handelt es sich überhaupt um eine neue, erst in der Reihe der Säugetiere gemachte Erwerbung.

Die Gl. submaxillaris[1]) liegt im wesentlichen unter dem M. mylohyoideus, und in nächster Nähe, bald über bald unter dem genannten Muskel, findet sich die Gl. retrolingualis. Letztere scheint unter allen Säugetieren nur dem Kaninchen, Hasen, Pferd und Esel zu fehlen. Die Gl. sublingualis, welche zwischen der Zunge und dem Alveolarrand liegt, wird nur bei der Hausmaus, der weissen Maus, dem Maulwurf und der Spitzmaus vermisst. Sie ist bei gewissen Säugern eine reine Schleim-, bei andern eine gemischte, d. h. eine Schleim-Speicheldrüse.

Alle die genannten Drüsen, mit Ausnahme der Parotis, sind den Mundhöhlendrüsen der niederen Wirbeltierklassen homolog, und dies gilt auch für die zu den grösseren Drüsen in nahen räumlichen Beziehungen stehenden kleineren Schleimhautdrüsen (Gl. Gl. buccales, linguales, palatinae und labiales)[2]). Die Schleimdrüsen der Mundhöhle sind phylogenetisch älter als die serösen Drüsen.

Während erstere im wesentlichen nur mechanische Aufgaben (Einschleimung des Bissens) zu erfüllen haben, differenzierten sich letztere, wenigstens teilweise, zu Drüsenapparaten, deren Sekret chemisch auf das Futter einwirkende Enzyme enthält. Daraus erklärt es sich, dass derselbe Drüsenkörper beiderlei Drüsenarten enthalten kann, und dass räumlich übereinstimmende Drüsen bei verschiedenen Säugern hinsichtlich ihres Sekretes differieren können. (Bezügl. der submaxillaren Speicheldrüsen der Haussäugetiere verweise ich auf die Arbeit von G. Illing).

Zunge.

Fische und Dipnoër.

Bei **Fischen,** abgesehen von den Cyklostomen, wo die Zunge zum Ansaugen (Petromyzonten) oder auch zum Bohren (Myxine)

[1]) Es handelt sich bei der G. submaxillaris der Säugetiere um eine in histologisch-physiologischer Beziehung in zwei Gruppen zerfallende Drüse (seröser und muköser Typus), die bei Edentaten und Insektivoren sehr umfangreich werden kann.

[2]) Bei Cetaceen fehlen die Speicheldrüsen gänzlich.

Digitized by Google

dient, besitzt das Organ noch keine selbständige Bewegungsfähigkeit. Es handelt sich vielmehr nur um einen mehr oder weniger dicken Schleimhautüberzug der Copularia des Viszeralskelettes, d. h. des Zungenbeines. Infolgedessen ist die Zunge nur in Gemeinschaft mit dem Viszeralskelett beweglich und fungiert, da sie mit Papillen ausgestattet ist, als Empfindungsorgan. Sie kann auch, wie wir schon früher gesehen haben, auf ihrer freien Fläche Zähne tragen (gewisse Teleostier).

Auch bei den Dipnoërn besitzt die Zunge noch keine Eigenmuskulatur und steht noch ganz auf dem Stadium der Fischzunge.

Amphibien und Reptilien.

Bei Ichthyoden und jungen Salamanderlarven, zeigt die Zunge ein vom Fischtypus nur sehr wenig abweichendes Verhalten, allein die definitive Zunge der Salamandrinen darf nicht von dieser Zunge abgeleitet werden, da letztere nur in einem kleinen, hinteren, medianen Gebiet dieses Organes Verwendung findet, während der vordere, grössere, drüsentragende Teil eine Neubildung ist, welche bei den Fischen keinen Vorläufer hat.

Die ausgebildeten Zungen der Anuren und Urodelen sind bei manchen Formen einander sehr ähnlich, während der betr. Entwickelungsvorgang bedeutende Verschiedenheiten aufweist. Diese beruhen bei Anuren erstens in der viel kürzeren Dauer des Bestehens der primitiven (Fisch-)Zunge, zweitens auf der frühe beginnenden, viel reichlicheren Muskularisierung[1]), drittens auf dem sehr späten Auftreten der Drüsen, und viertens endlich auf der Art der Angliederung der primitiven Zunge an jenes vor ihr liegende Mundbodengebiet. Bei Anuren aber, wie bei Urodelen, bildet letzteres den grössten Teil der fertigen Zunge. Alles in allem erwogen kann man sagen, dass die Anuren-Zunge infolge funktioneller Anpassung (ausgiebigere Verwendung des Organs beim Erfassen der Beute)[2]) eine höhere Ausbildung gewinnt, als dies im allgemeinen für die Urodelen gilt[3]).

In der Regel ist die Amphibienzunge nur mit ihrem Vorderende oder mit einem Teil ihrer Ventralfläche angewachsen, oder aber sie ist ringsum frei und kann vermittelst eines komplizierten Mechanismus weit aus der Mundhöhle hervorgeschossen werden (Spelerpes), (Wiedersheim).

Die Reptilien-Zunge ist ein sehr viel weiter entwickeltes Organ, als die Amphibienzunge. Letztere entsteht, wie bereits erwähnt, im wesentlichen im Bereich des vorderen Abschnittes der primitiven (fischzungenähnlichen) Zunge der Larven, der sich ein ursprünglich getrennt liegendes Gebiet angegliedert hat, welches zwischen Copula und Unterkiefer liegt und das dann den Hauptteil der de-

[1]) Die Zungenmuskulatur entstammt den in den Bereich des N. hypoglossus fallenden Myotomen der vorderen Rumpfgegend.

[2]) Bei der blitzschnellen Bewegung der Froschzunge fungiert der M. genioglossus als Pro-, der M. hyoglossus als Retraktor. Die Fähigkeit der Zunge, das betr. Beuteobjekt geradezu zu umgreifen, beruht auf der Wirkung der Binnenmuskeln der Zunge (vergl. E. Gaupp).

[3]) Bei den Aglossa (Pipa und Dactylethra) ist die Zunge rückgebildet.

Digitized by Google

finitiven Zunge bildet. Diese beiden Gebiete, wovon das letztere (zwischen Copula und Unterkiefer liegende) bei Reptilien, wie bei Amnioten überhaupt, als Tuberculum impar bezeichnet wird, werden auch zum Aufbau der Reptilienzunge (Lacerta) verwendet, dazu kommen aber auch noch ein medialer Abschnitt des zweiten und ein kleinerer Abschnitt des dritten Viszeralbogens, sowie die so überaus mächtigen seitlichen Zungenwülste, welche Abgliederungen des ersten Viszeralbogens sind. Letzterer Umstand bedingt dann, dass ein neuer Nerv zur Zunge hineintritt, der den Amphibien fehlt, der Ast des Trigeminus III (E. Gaupp, Kallius).

Bei den Reptilien, wo das Organ zum Teil von einer „Scheide" umgeben sein kann, ist die freiere Beweglichkeit der Zunge zur Regel geworden. In formeller Beziehung unterliegt sie hier noch zahlreicheren Variationen als bei Amphibien, und dies gilt namentlich für die Saurier, die deshalb als Vermilinguia, Crassilinguia, Brevilinguia und Fissilinguia unterschieden werden. Aus der die letztgenannte Gruppe charakterisierenden gespaltenen Zungenform ist diejenige der Schlangen hervorgegangen. Bezüglich der verschiedenen Typen verweise ich auf Fig. 261—264.

Die geringste Beweglichkeit besitzt die Schildkröten- und Krokodilier-, die grösste die Chamäleonzunge, welche ähnlich wie diejenige von Spelerpes, wenn auch auf Grund eines ganz verschiedenen Mechanismus, aus dem Mund hervorgestossen werden kann.

Vögel.

Während gewisse Wachstumsverhältnisse der Vogelzunge, wie z. B. die aus einem Teil des zweiten und dritten Schlundbogen hervorgehende Anlage des Zungengrundes in der Embryonalzeit überall die gleichen sind, so existieren doch eine Reihe von Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Vogelgruppen, wie z. B. zwischen den Lamellirostriern und den Fringilliden. Dieselben betreffen namentlich das bei den Reptilien bereits erwähnte Tuberculum impar und die daraus resultierende Verschiedenheit der vorderen Abgrenzung der Zunge. Wenn sich nun also auch ein direkter Zusammenhang der Vogel- und Reptilienzunge, sowohl nach der formellen als auch nach der genetischen Seite hin, nicht verkennen lässt, so sind doch jene Unterschiede, wie auch solche im weiteren speziellen Entwickelungsgang sehr bemerkenswert. Dies gilt z. B. auch für die Muskeln und die Nerven der Zunge, und dabei ist namentlich zu beachten, dass beim Vogel ein sensibler Ast des Trigeminus fehlt, und dass seine Funktion der stark entwickelte Glossopharyngeus übernimmt (vergl. das Kapitel über die Kopfnerven und die Geschmacksorgane). Der, wie bereits oben erwähnt, bei den Reptilien als neuer Ast der Zunge hinzutretende R. lingualis trigemini hat also bei Vögeln eine Reduktion erfahren (E. Kallius).

Die Zunge der Vögel ist im allgemeinen muskelarm und besitzt einen hornigen, häufig mit Papillen und spitzen Widerhaken versehenen Überzug, ja sie kann sogar, wie bei manchen Reptilien, an ihrem Vorderende gespalten, also gegabelt sein (Colibris), oder eine pinselartige Form gewinnen. Bei Spechten, auf deren ausser-

Digitized by Google

Fig. 261.

Fig. 261. Zunge von Spelerpes fuscus, hervorgeschnellt.

Fig. 262. Froschzunge in drei verschiedenen Akten der Bewegung dargestellt.

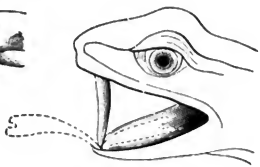
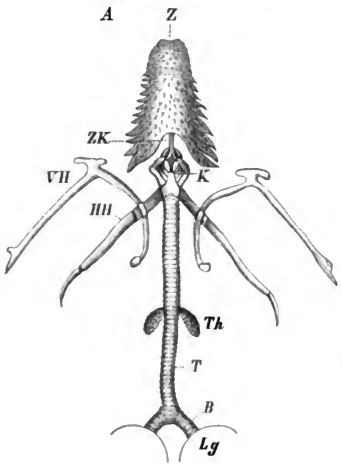


Fig. 262.



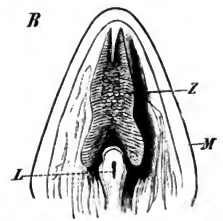


Fig. 263. A Zunge, Zungenbeinapparat und Ductus respiratorius von Phyllodactylus europaeus. *B* Bronchien, *K* Kehlkopf, *Lg* Lunge, *T* Trachea, *Th* Glandula thyreoidea, *VH* und *HH* Cornu branchiale I u. II, *Z* Zunge, *ZK* Os entoglossum.

B Zunge von Lacerta. *L* Aditus ad laryngem, *M* Mandibula, *Z* Zunge.

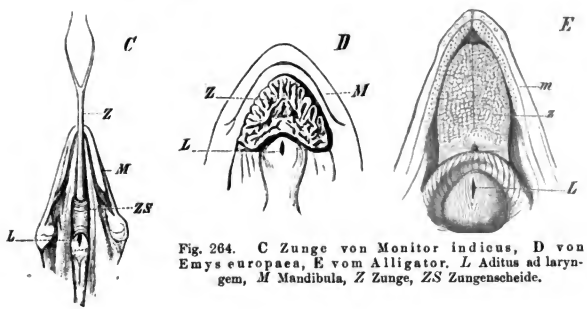


Fig. 264. C Zunge von Monitor indicus, D von Emys europaea, E vom Alligator. *L* Aditus ad laryngem, *M* Mandibula, *Z* Zunge, *ZS* Zungenscheide.

Digitized by Google

ordentlich entwickelten dritten Viszeralbogen ich schon im Kapitel über den Schädel verwiesen habe, kann sie mittelst eines komplizierten Muskelapparates weit aus der Mundhöhle hervorgestossen werden und dient als Greiforgan.

Alle diese Modifikationen sind als Anpassungserscheinungen an die Art und Weise der Nahrungsaufnahme zu erklären, und dieselben Gesichtspunkte gelten selbstverständlich auch für die meisten Umbildungen, welche das Organ in den übrigen Wirbeltierklassen erfährt.

Am meisten ausgebildet ist die Zunge der Raubvögel und Papageien, bei welch letzteren sie ein breites, dickes Organ darstellt; allein ihre weiche, teigige Beschaffenheit beruht speziell bei Papageien nicht sowohl auf einer besonders stark entwickelten Eigenmuskulatur, als vielmehr auf Fett, Gefässen und Drüsen.

Säuger.

Bei Säugern hat die Zunge nach Volumen, Beweglichkeit und vielseitigster Funktionsfähigkeit ihre höchste Entwickelung erreicht und unterliegt, wie überall, in ihrer Form den allerverschiedensten Anpassungen. Die Eigenmuskulatur ist stets reich ausgebildet und kann, wie dies für die weit vorstreckbare Zunge von Manis und Myrmekophaga gilt, sogar auf das Brustbein übergreifen und eine ausserordentliche Differenzierung erfahren.

Auch die Zunge der Wiederkäuer, welchen die oberen Schneidezähne fehlen, ist ein sehr wichtiges, weit vorstreckbares Organ, welches dazu befähigt ist, die Futterpflanzen abzureissen. Da und dort macht sich auf der Oberfläche der Zunge ein Verhornungsprozess bemerklich, wie z. B. bei Felinen[1]). Meist besitzt die Zunge eine platte, vorne abgerundete, bandartige Form, ist drüsenreich[2]) und stets, mit Ausnahme der Cetaceen, vorstreckbar. An ihrer Unterfläche, und zwar in stärkster Ausprägung bei Prosimiern, findet sich ein Faltensystem, die sogenannte **Unterzunge**. Im Innern desselben muss sich früher, ähnlich wie dies bei Stenops heute noch der Fall ist, ein knorpeliges Stützskelett[3]) entwickelt haben, und dieses ist als ein Erbstück von niederen Vertebraten (Reptilien) zu betrachten. Daraus erhellt, dass die eigentliche Säugetierzunge mit den Zungen niederer Vertebraten nicht direkt homologisierbar ist, dass sie also bis zu einem gewissen Grade eine neue Erwerbung darstellt, die wahrscheinlich aus dem

[1]) Die ausser den Hornstacheln der Ornithorhynchus-Zunge zukommenden beiden Hornplatten sind nicht wie jene als papilläre Gebilde, sondern als Epithelbildungen eigener Art aufzufassen, bei deren Zustandekommen die ganze Schleimhaut beteiligt ist. Sie entsprechen also nicht den Hornzähnen der Echidna-Zunge (Oppel).

[2]) Eine in der Zungenspitze liegende Drüse (Blandin'sche oder Nuhn'sche Drüsen) ist nur vom Menschen, Orang-Utan und Schaf bekannt.

[3]) Die sogenannte „Lyssa" der Säugetierzunge besteht teils aus Knorpel-, teils aus Muskel-, Fett- und Bindegewebe. Das Organ unterliegt sehr zahlreichen Modifikationen und ist als ein letzter Rest des Zungenknorpels niederer Wirbeltiere aufzufassen, was nicht ausschliesst, dass starke, weitere Fortbildungen existieren können, die dann als Neuerwerbungen zu beurteilen sind. Dazu können noch andere, sekundäre im Anschluss an das mediane Zungenseptum entstandene, oder auch aus der Schleimhaut stammende Stützorgane kommen (Talpa, Erinaceus, Sorex, Karnivoren, Lemuren u. a.).

Digitized by Google

hintersten Teil der, oder vielleicht aus der gesamten, sich allmählich rückbildenden Unterzunge ihre Entstehung genommen hat (Gegenbaur).

A. Oppel ist dieser Lehre Gegenbaur's aufs energischste entgegengetreten. Nach seinen Erfahrungen ist die Muskelzunge der Säugetiere nicht aus dem hinteren Teil der primitiven Zunge, sondern aus der ganzen primitiven Zunge niederer Wirbeltiere hervorgegangen, wobei es nur in einzelnen Fällen (bei Marsupialiern in geringerem, bei Prosimiern in höherem Grade, bei den Primaten nur angedeutet) zur Abtrennung einiger Teile der primitiven Zunge in Form einer „Unterzunge" gekommen ist. Die „Unterzunge" ist also nach Oppel nicht als ein ursprünglich selbständiges Gebilde (Rudiment eines ganzen Organs), sondern, trotz der in ihr enthaltenen Rudimente von Stützorganen, als eine neu entstandene Bildung aufzufassen, die sich bei Prosimiern am Mundhöhlenboden von der Unterseite der ursprünglichen Zunge sekundär abgeschnürt hat. Dies schliesst [nach Oppel] nicht aus, den Knorpel der Unterzunge als ein Rudiment von Stützorganen anzusehen, welche sich bei niederen Wirbeltieren vorfinden. Die Unterzunge als Ganzes ist jedoch keineswegs ein Rudiment eines bei niederen Tieren jemals vorhanden gewesenen Organes. Eine Bestätigung dieser Auffassung ist abzuwarten.

Glandula thyreoidea.

Die Schilddrüse entsteht ihrer ursprünglichen Anlage nach als ein medialer Auswuchs der ventralen Kiemenhöhlenwand. Dieser erstreckt sich über die Gegend der ersten vier oder fünf Branchialspalten und kann im Lauf der Entwickelung in zwei Lappen zerfallen. Zu dieser unpaaren Anlage können bei Säugern noch paarige, im hintersten Abschnitt der Viszeraltaschen entstehende Teile hinzutreten.

Die unpaare mediane Anlage der Säugerschilddrüse entspricht genau der Stelle, wo die gesamte Thyreoidea aller Anamnia und Sauropsiden ihre Entstehung nimmt, d. h. der Gegend vor der Kopula des II. Schlundbogenpaares. Nach vorne davon liegt das Tuberkulum impar der Zungenanlage.

Bei Ammocoetes steht das einfache, von Flimmerepithelien ausgekleidete Organ mit dem Pharynx zwischen der III. und IV. Kiemenspalte in offener Verbindung, bei Petromyzon aber, wie bei allen übrigen Wirbeltieren, schnürt es sich davon ab, bildet sich zum grössten Teil zurück und verwandelt sich mit dem übrig bleibenden Rest in eine Anzahl von geschlossenen Follikelhaufen.

Bei Selachiern verharrt die unpaare Anlage in ihrer ursprünglichen Form und liegt unter der Symphyse des Unterkiefers, genau in der Medianlinie im Teilungswinkel des Kiemenarterienstammes. Bei erwachsenen Teleostiern stellt die Schilddrüse ein paariges, im Bereich des Hinterendes vom ersten Kiemenbogen liegendes Organ dar.

Die Schilddrüse der Dipnoër besteht aus einem quergelagerten, schmalen Körper, welcher in der Mittellinie eine schwache Einschnürung und dadurch die Andeutung eines Zerfalls in zwei Lappen erkennen lässt. Die mediane Partie des Organes liegt genau am Vorderende der viszeralen Muskulatur.

Digitized by Google

Bei Urodelen und Anuren handelt es sich, wie überall, zunächst um eine unmittelbar am Vorderende des Perikards erfolgende, unpaare Entstehung, später aber kommt es zur Teilung, und dann liegen die betreffenden, aus einem Konglomerat von glashellen, epithelialen Bläschen bestehenden Gebilde bei Urodelen an der hinteren Seite des II. Keratobranchiale, bei Anuren dagegen jederseits an der ventralen Fläche des hinteren Zungenbeinhorns, medial von der vordersten Ausstrahlung des M. rectus abdominis (M. sternohyoideus), oder zwischen dessen Fasern eingeschoben.

Bei Lacertiliern befindet sich die Schilddrüse hinter der Mitte der Trachea, bei Cheloniern, Krokodilen und Ophidiern ist sie häufig zweilappig und liegt über den grossen Gefässen, nachdem diese aus dem Herz hervorgetreten sind. Eine ähnliche Lage hat das Organ bei Vögeln, ist aber hier paarig.

Die an der ventralen Seite des Larynx und der Trachea liegende Schilddrüse der Säugetiere besteht aus zwei Lappen, die häufig durch einen Isthmus in der ventralen Mittellinie verbunden sind. Letzterer

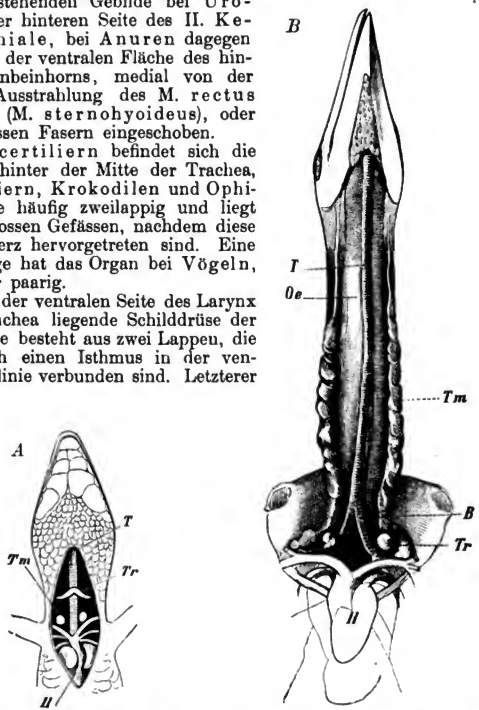


Fig. 265. Gl. thyreoidea (*Tr*) und thymus (*Tm*) von Lacerta agilis (A) und von einem jungen Storchen (B). *B* Bronchus, *H* Herz, *Oe* Ösophagus, *T* Trachea.

kann, je nach seiner Entwickelung, einen „mittleren" Lappen darstellen [1]).

[1]) Der Ausdruck Glandula parathyreoidea (Nebenschilddrüse) darf nur für jene Teile der Schilddrüse angewendet werden, welche da und dort aus der unpaaren Anlage derselben hervorgehen können (Ductus thyreoglossus). Damit haben die als Derivate der II. bis IV. Schlundtasche entstehenden sogenannten „Epithelkörper", welche sich

Digitized by Google

Wahrscheinlich hatte die Schilddrüse ursprünglich die Bedeutung eines Drüsenorganes, dessen Sekret bei den Vorfahren der heutigen Vertebraten für die chemisch-physiologischen Aufgaben des Tractus intestinalis von hoher Bedeutung war. Später trat ein Funktionswechsel ein, und anstatt rückgebildet zu werden, persistierte die Schilddrüse als ein hochwichtiges, namentlich bei Säugern durch seinen Blutreichtum ausgezeichnetes Organ. Worin seine Funktion im speziellen besteht, ist nicht bekannt, man weiss nur, dass es sich um die Produktion einer jodhaltigen Eiweissverbindung handelt, deren Überführung in den Lymph- und Blutstrom eine Conditio sine qua non für die Integrität des betreffenden Individuums bedeutet. Die totale Exstirpation, bezw. Entartung ist mit den schwersten Folgeerscheinungen auf physischem wie auf psychischem Gebiet verknüpft.

Glandula thymus.

Die Thymus zeigt stets eine paarige Anlage. Ihrer Herkunft nach epithelialer (glandulärer) Natur behält sie diesen ihren epithelialen

---

sekundär sowohl der Thyreoidea als der Thymus an- oder eingliedern können („äussere" und „innere" E. K.), nichts zu schaffen. Es handelt sich also hierbei um genetisch ganz selbständige Gebilde, und der oben erwähnte Anschluss an andere Schlundspalten-Derivate ist ein rein topographischer. Fische und Urodelenlarven besitzen noch keine Epithelkörper. Ihre physiologische und phylogenetische Bedeutung ist dunkel, und man kann nur sagen, dass sie auf im Schwund begriffene Schlundspalten-Reste hindeuten, wie dies auch für die aus der hintersten Schlundspalte hervorgehenden sogenannten „postbranchialen Körper" gilt. Letztere treten schon bei Fischen auf und entstehen bei Urodelen und Anuren aus Resten der vorübergehend noch auftretenden sechsten Schlundtasche, welche nach aussen nie zum Durchbruch gelangt.

Die postbranchialen Körper der Amphibien sind übrigens denen der Selachier, sowie der Vögel und Säuger nicht direkt, sondern nur serial homolog, denen der Reptilien hingegen direkt homolog. Auf Grund der branchialen Genese dieser Gebilde empfiehlt es sich an Stelle der bisher üblichen Bezeichnung „prostbranchiale Körper" den Namen „ultimobranchiale Körper" dafür zu gebrauchen (Greil).

Das Organ, welches man bei Anuren als **„Carotisdrüse"** bezeichnet hat, verdient diesen Namen keineswegs, sondern ist, da es sich dabei um eine eigenartige, im Bereiche der Carotis interna und externa liegende Gefässanordnung handelt, besser als Carotislabyrinth (Zimmermann, Kohn) zu bezeichnen. Dieses Organ der ungeschwänzten Amphibien hat mit der „Carotisdrüse" der Säuger nichts zu schaffen, und neuere Untersuchungen haben gezeigt, dass es sich bei letzterer um eine gänzlich verschiedene Struktur und Genese handelt. Die Carotisdrüse der Säuger hat auch mit den oben genannten „Epithelkörpern" nichts gemein; sie ist kein epitheliales, drüsiges Organ, sondern entsteht aus embryonalen Sympathikus-Zellen, welche sich zu Ballen ordnen, die sich entweder einheitlich zusammenschliessen oder in Knötchen, Läppchen etc. zerfallen. Das in der Gegend der Teilungsstelle der Carotis communis, oder auch in der Wand der Carotis interna liegende Organ wird schon sehr frühe vaskularisiert und von einer Unmasse von meist marklosen Nervenfasern durchsetzt.

So stellt die Carotisdrüse der Säuger ein Organ von eigenartigem Charakter dar und muss, wie schon beim Sympathikus ausgeführt worden ist, zusammen mit anderen Organen (Steissdrüse, Marksubstanz der Nebennieren etc.) in eine besondere Kategorie eingereiht werden, welche aus genetischen Gründen dem sympathischen Nervensystem anzugliedern ist.

Eine Carotisdrüse scheint auch den Vögeln zuzukommen und liegt hier stets in der Nähe eines der Gl. thyreoidea benachbarten oder ihr unmittelbar anliegenden Epithelkörpers. In ihrem Bau soll sie prinzipiell mit dem gleichnamigen Organ der Säuger übereinstimmen.

Anhäufungen desselben Gewebes finden sich nach W. Kose bei Vögeln auch noch an anderen Körperstellen, wie z. B. am Herzen und am Hals. Auch hier handelt es sich stets um chromaffine Zellen, welche sowohl im Grenzstrange des Sympathikus als auch in den peripheren Ganglien und Geflechten desselben in typischer Weise verbreitet sind.

Digitized by Google

Charakter unter beharrlicher Teilung der ursprünglichen grossen Zellen in kleinere Elemente zeitlebens bei (Ph. Stöhr).

Bei Selachiern entwickelt sie sich jederseits aus einer entodermalen Epithelwucherung im oberen Winkel der fünf ersten Kiemenspalten und zwar in der Nähe der Ganglien des IX. und X. Hirnnerven. Auch im Bereich des Spritzloches nimmt sie zum Teil ihren Ursprung, kurz es bestehen deutliche Anzeichen dafür, dass sich ursprünglich alle Kiementaschen an der Entwickelung des Organes beteiligten. Diesem Verhalten begegnet man heute noch bei Selachiern, Teleostiern und Gymnophionen. Bei Urodelen scheint es sich nur um eine einzige, von der fünften Kiementasche ausgehende Epithelwucherung zu handeln, während bei Anuren die zwei ersten Kiementaschen in Betracht kommen; die bleibende Thymus aber entsteht hier aus der zweiten Kiementasche.

Eine ähnliche, dorsal von den Kiemenspalten befindliche Lage wie bei Selachiern hat das Organ bei Dipnoërn, Ganoiden und Teleostiern, doch finden bereits Modifikationen statt, die sich in einer später erfolgenden teilweisen Resorption, sowie in mannigfaltiger Lappung, oder auch in einem sekundären Zusammenfluss ursprünglich getrennter Teile äussern. Dies gilt auch für die Amphibien, unter denen übrigens die Gymnophionen noch am typischsten die seriale, dorsal von den Kiemenschlitzen befindliche Anordnung bewahrt haben (Wiedersheim), und ähnliches gilt unter den Reptilien auch für die Schlangen. Bei erwachsenen Urodelen und Anuren[1]) liegt die Thymus hinten und oben am Kiefergelenke. Nach der Embryonalzeit besteht das Organ bei Schlangen, wie auch bei Lacertiliern und Cheloniern, jederseits aus zwei oder mehr getrennten, in der Nähe der Cartotiden liegenden Lappen.

Krokodilier und Vögel besitzen in der Jugendzeit eine mehrfach gelappte, lang am Hals sich hinziehende, bandartige Thymus, während dieselbe bei den Säugetieren zum grössten Teil in den Thorax, dicht hinter das Sternum und in der Regel nur zum kleineren Teil in die Halsgegend zu liegen kommt. Bei jungen Tieren, bezw. bei Embryonen handelt es sich meistens um ein sehr voluminöses Organ, das sich z. T. erst später rückbildet.

Was die Anlage der Säuger-Thymus anbelangt, so kommen hierbei — und dies gilt wohl für die ganze Amniotenreihe — die drei bis vier vordersten Schlundtaschen in Betracht.

Über die physiologische Bedeutung der Thymus sind bis jetzt die Meinungen noch geteilt, und über die Quelle der in dem Organ sich findenden Leukocyten ist nichts Sicheres bekannt. Jedenfalls stellt die Thymus zu keiner Zeit ein „lymphoides Organ" dar[2]).

[1]) A. Pensa hat auf das Vorkommen von quergestreiften Muskelelementen in der Thymus von Anuren, speziell von Rana esculenta, aufmerksam gemacht. Dieselben sind genetisch auf die Anlagen der Muskulatur des II. Branchialbogens zurückzuführen. Auch bei Urodelen, Ophidiern, Lacertiliern, Cheloniern und Vögeln sind Muskelelemente in der Thymus nachzuweisen.

[2]) Die in der Marksubstanz der Thymus vorkommenden, sogen. Hassal'schen Körper sind erst sekundär durch Wachstum, Vergrösserung und Ballung der kleinen Epithelzellen entstanden zu denken (s. oben).

Digitized by Google

Speiseröhre, Magen- und Darmkanal.

Fische, Dipnoër und Amphibien.

Die Speiseröhre (Ösophagus) ist kurz und in der Regel nicht deutlich vom Magen abgesetzt, doch kommen Ausnahmen vor (viele Teleostier, Siren lacertina (Fig. 270).

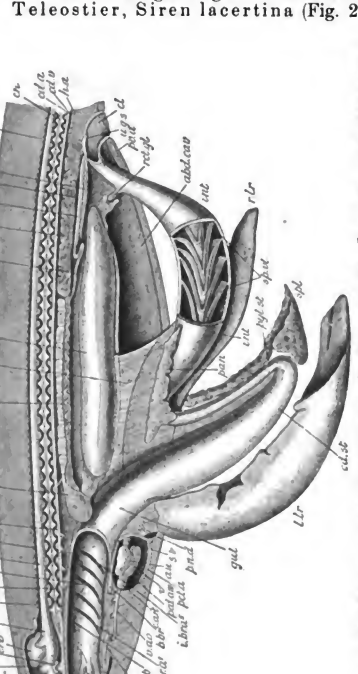


Fig. 266. Schnitt durch den Körper eines Hundshaies. (Scyllium canicula) ♂, von der linken Seite gesehen (Aus T. J. Parker's Elementary Biology). Die linke Seite ist bis auf das Niveau der Medianlinie entfernt, so dass die Abdominal- (*abd.car*), Perikardial- (*ped.car*) und Neuralhöhle (*n.car*) in ihrer ganzen Ausdehnung sichtbar sind. — Die knorpeligen Skeletteile sind punktiert, die verknöcherten Wirbelcentra schwarz. *b.br* Basi-Branchiale, *b.hy* Basi-Hyoide, in die Zunge (*lng*) eingebettet, *cr* Cranium, *fon* Fontanelle, *h.a* Hamalbögen, *l.j* Unterkiefer, *n.a* Neuralbogen, *pet.a* Schultergürtel, *pr.a* Beckengürtel, *r* Rostrum, *u.j* Oberkiefer. — Der Verdauungskanal mit der Leber (*l.br*, *r.br*) etc. wurde nach abwärts geschlagen und das Cavum oris et pharyngis (*ph*), sowie ein Teil des Darmes (*int*) und die Kloake (*cl*) wurden geöffnet. *cd.at* Pars cardiaca — und *py.at* Pars pylorica des Magens, *1.br.a*^{1}—*1.br.a*^{5} innere Kiemen-Öffnungen, *mes* Mesenterium, *pan* Pankreas, *rd.gl* Rektal-Drüse, *sp.v* Spiralklappe des Darmes (*ind*), *sp* Spiraculum (Spritzloch), *spl* Milz. — *ao* Herzrohr, *c.art* Truncus arteriosus, *d.ao* dorsal liegender Abschnitt der Aorta, welche in ihrem vorderen Bezirk die Arterien branchiales efferentes aufnimmt und welche hinten zur Kaudalarterie (*cd.a*) wird. Ventral von letzterer liegt die Kaudalvene (*cd.v*), *se* Sinus venosus, *v* Ventrikel, *v.ao* ventral liegender Abschnitt der Aorta mit den Ursprüngen der Arterien branchiales afferentes. — *crb* Cerebellum, *dien* Zwischenhirn, *med.obl* Medulla oblongata, *olf.l* Lobi olfactorii, *opt.l* Lobi optici, *pin* Pinealorgan, *prs* Vorderhirn, *pty* Gl. pituitaria, *sp.c* Rückenmark, *epid* Nebenhoden, *kl* linke Niere, *p.n.d* rudimentärer Müller'scher Gang, *sp.s* Samen-Sack, *ts* Linker Hoden, *u.g.s* Sinus urogenitalis, *ur* Nierengang, *v.def* Vas deferens, *ve.sem* Vesicula seminalis.

Man ist gewöhnt, eine zwischen dem Schlund und der Einmündungsstelle des Gallenganges liegende Auftreibung des Tractus

Digitized by Google

intestinalis als „Magen" zu bezeichnen, allein eine solche Bezeichnung ist nur in den Fällen berechtigt, wo es sich um ein spezifisches Verhalten des Epithels und um das Auftreten von Magendrüsen handelt. Von diesem Gesichtspunkt aus fehlt ein Magen dem Amphioxus, den Cyklostomen, Holocephalen,

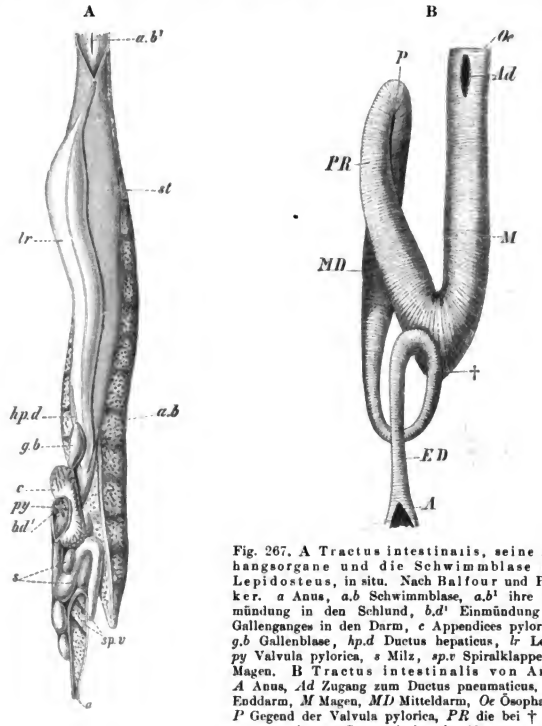


Fig. 267. A Tractus intestinalis, seine Anhangsorgane und die Schwimmblase von Lepidosteus, in situ. Nach Balfour und Parker. *a* Anus, *a.b* Schwimmblase, *a.b*^{1} ihre Einmündung in den Schlund, *b.d*^{1} Einmündung des Gallenganges in den Darm, *c* Appendices pyloricae, *g.b* Gallenblase, *hp.d* Ductus hepaticus, *lr* Leber, *py* Valvula pylorica, *s* Milz, *sp.v* Spiralklappe, *st* Magen. B Tractus intestinalis von Amia. *A* Anus, *Ad* Zugang zum Ductus pneumaticus, *ED* Enddarm, *M* Magen, *MD* Mitteldarm, *Oe* Ösophagus, *P* Gegend der Valvula pylorica, *PR* die bei † umgebogene Pars pylorica des Magens.

Dipnoërn und gewissen Teleostiern, wie z. B. den Cyprinidae, gewissen Labridae, Gobiidae, Blenniidae, Syngnathus acus und Cobitis fossilis.

Andere Fische (Selachier, Ganoiden, zahlreiche Teleostier) und ebenso die Amphibien besitzen einen wahren Magen, der zugleich durch seine Auftreibung mehr oder wenig deutlich er-

Digitized by Google

kennbar ist. Er kann entweder gestreckt oder U-förmig umgebogen sein, so dass die beiden Schenkel (Pars cardiaca und Pars pylorica) einander parallel laufen. Im allgemeinen passt sich die Magenform der Form des Körpers an, und dementsprechend besitzen Rochen und Anuren einen weiteren Magen als die meisten übrigen Fische und Amphibien

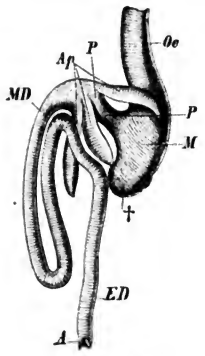


Fig. 268.

Fig. 268. Tractus intestinalis des Flussbarsches. *A* Anus, *Ap* Appendices pyloricae, *ED* Enddarm, *M* Magen, *MD* Mitteldarm, *Oe* Ösophagus, *P, P* kurzes Pylorusrohr, resp. Pylorusgegend, † Blindsack des Magens.

Fig. 269. Tractus intestinalis und seine Anhangsorgane von Protopterus annectens. Nach W. N. Parker. *A.P* Porus abdominalis, *B.D* gemeinsamer Gallengang, und $B.D^1$ seine Einmündung in den Darmkanal, *B ENT* Zwischendarm (zwischen dem Pylorus und der Spiralklappe liegender Darmabschnitt), *CL* Kloake, *CL.C* Coecum der Kloake, *C.M.A* Arteria coeliaco-mesenterica, *CY.D* Ductus cysticus, *G.B* Gallenblase, *H.D* Ductus hepaticus, *H.P.V* Vena portae hepatis, *K.D* Nierenausführungsgang (abgeschnitten), *LR* Leber, $M.A^2$, $M.A^3$ Arteriae mesentericae, *OES* Ösophagus, *OVD* Ovidukt (abgeschnitten), *PY.V* Valvula pylorica, *RC* Rectum, *SP* Milz, *SP.V* Spiralklappe, *ST* der sogenannte Magen, *V* Öffnung der Kloake. Das Pankreas ist nicht sichtbar, da es in die Wand des sogen. Magens und des vorderen Darmabschnittes (dorsal und rechts) eingebettet ist.

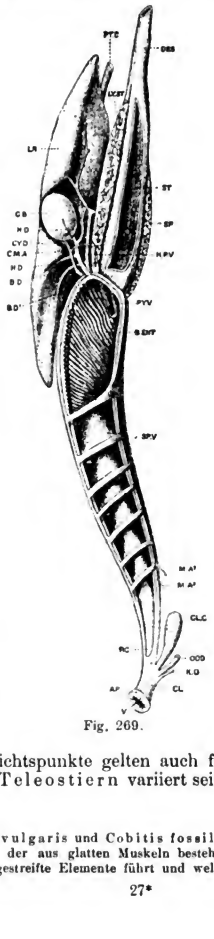


Fig. 269.

(vergl. Figg. 266—276), und ähnliche Gesichtspunkte gelten auch für die verschieden gestalteten Reptilien. Bei Teleostiern variiert seine Form beträchtlich [1]).

[1]) Bei zahlreichen Teleostiern (z. B bei Tinca vulgaris und Cobitis fossilis) besitzen der Magen und der Darm nach aussen von der aus glatten Muskeln bestehenden Wand noch eine zweite Muskellage, welche quergestreifte Elemente führt und welche

Digitized by Google

Das Darmrohr ist gerade, oder fast gerade oder endlich mehr oder weniger gewunden. Im ersteren Fall kann es bei Fischen zur Entwickelung einer Spiral-Falte oder -Klappe und dadurch zur Vergrösserung der Resorptionsfläche kommen.

Das Darmrohr unterliegt nämlich in embryonaler Zeit einer Drehung und spiraligen Aufwindung, verbunden mit einer wirklichen Achsendrehung. Dieses Wachstum ist so intensiv und rasch, dass die Spiraltour in späteren Entwickelungsstadien nicht nur in der begonnenen Richtung weitere Fortschritte macht, sondern dass es sogar zu einer gegenseitigen Über- und Unterschiebung von Falten kommt (Stadium der „Rollung" [Rückert]).

Dass ähnliche Wachstumsverhältnisse auch am Darm gewisser Stegocephalenformen bestanden, lässt sich aus den Abdrücken der Darmwand auf den Kroprolithen erschliessen.

Über die eigenartige Entwickelung des Spiraldarmes von Ceratodus vergl. L. Neumayer.

Bei der Lamprete springt nur eine leicht gekrümmte Längsfalte in das Darmlumen ein, bei den Selachiern[1]), Ganoiden und Dipnoërn dagegen ist die Falte höher entwickelt und stellt eine deutliche Spiralklappe dar, deren Umgänge so dicht zusammenliegen, dass sie nahezu das Cavum intestinale ausfüllen (Fig. 269).

In der Reihe der Ganoiden, wie z. B. bei Lepidosteus, zeigt sich die Spiralklappe schon rückgebildet und ist nur auf den hinteren Darmabschnitt beschränkt. Kaum noch in Spuren tritt sie bei einigen Teleostiern auf.

Blindsackartige Anhänge (Appendices pyloricae) finden sich bei Ganoiden und zahlreichen Teleostiern. Sie bestehen aus längeren oder kürzeren, fingerartigen, je an eine grosse Drüse erinnernden Fortsätzen des Dünndarmes und liegen hinter dem Pylorus in der Gegend des Gallenganges (Fig. 267, A und 268). Ihre Zahl schwankt von 1 (Polypterus und Ammodytes) bis zu 191 (Scomber scomber). Bei manchen Fischen treten die einzelnen Appendices zu einem einheitlichen, kompakten Drüsenkörper zusammen.

Entsprechend dem schlangenartigen, schmalen Körper der Gymnophionen ist ihr Darmkanal nur schwach gewunden, während derjenige der Anuren zahlreiche Schlingen aufweist. Der Darm der Urodelen, zumal der der Salamandrinen, hält die Mitte zwischen diesen beiden Extremen (Fig. 270, 271).

Die Cyklostomen, Holocephalen, Ganoiden und viele Teleostier besitzen einen selbständigen, vor der Urogenitalöffnung mündenden After; bei allen anderen Fischen, den Dipnoërn,

eine äussere Längs- und eine innere zirkuläre Schicht erkennen lässt. Diese Elemente entwickeln sich vom Ösophagus aus kaudalwärts.

[1]) Bei den meisten Selachiern beginnt die Spiralfalte unmittelbar hinter dem Pylorus, bei Galeus canis aber findet sich vorher noch ein kleines Zwischenstück, die unpassenderweise sogenannte Bursa Entiana. Mehr empfiehlt sich dafür die Bezeichnung „Zwischendarm". Bei einigen Haien und vielen Rochen, bei welchen sich die Spiralfalte auf den hinteren Teil des Mitteldarmes beschränkt, wird jenes Zwischenstück viel länger, so dass man hier einen klappenlosen Zwischendarm und den eigentlichen Spiraldarm unterscheiden kann. Der Zwischendarm kann durch Coecalanhänge charakterisiert sein. (Vergl. die Arbeit von H. C. Redeke und H. Helbling.)

Digitized by Google

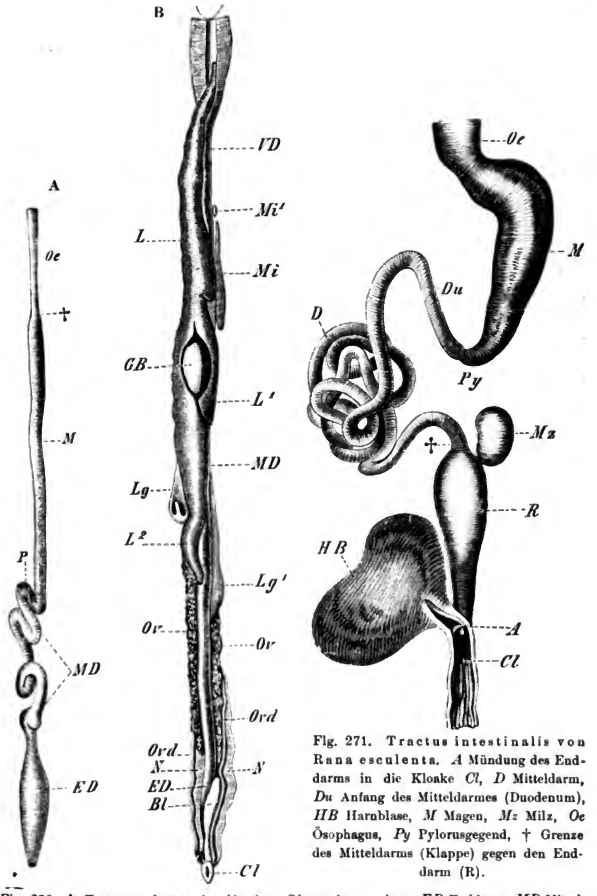


Fig. 271. Tractus intestinalis von Rana esculenta. *A* Mündung des Enddarms in die Kloake *Cl*, *D* Mitteldarm, *Du* Anfang des Mitteldarmes (Duodenum), *HB* Harnblase, *M* Magen, *Mz* Milz, *Oe* Ösophagus, *Py* Pylorusgegend, † Grenze des Mitteldarms (Klappe) gegen den Enddarm (R).

Fig. 270. A Tractus intestinalis von Siren lacertina. *ED* Enddarm, *MD* Mitteldarm, *Oe* Ösophagus, der sich durch eine Furche † vom Magen *M* absetzt, *P* Gegend des Pylorus, B Situs Viscerum von Proteus anguineus. *Bl* Harnblase, *Cl* Kloake, *ED* Enddarm, *L* vorderer, L^1 linker, L^2 kaudaler Leberlappen. In einem Ausschnitt von *L* und L^1 liegt die grosse Gallenblase *GB*, *Lg* rechte, Lg^1 linke Lunge, *MD* Mitteldarm, *Mi*, Mi^1 Milz, *NN Nieren*, *Ov*, *Ov* Ovarien, *Ovd*, *Ovd* Ovidukte, *VD* Vorderdarm.

Digitized by Google

Amphibien, Sauropsiden, Monotremen und Beutlern (weiblichen Geschlechts), sowie endlich bei Nagern öffnet sich der Dickdarm zusammen mit den Urogenitalkanälen in einen gemeinschaftlichen, unter Muskeleinfluss (Sphinkter)[1]) stehenden Hohlraum, den man als Kloake bezeichnet. Der Dickdarm (Rectum) ist verhältnismässig kurz, hat einen geraden Verlauf und ist bei Amphibien und bis zu einem gewissen Grade auch bei manchen Ganoiden und Teleostiern vom Dünndarm deutlich abgesetzt. An der Grenze zwischen beiden Darmabschnitten existiert oft eine kreisförmige Klappe. Es gibt Fälle, in denen das weit ausgedehnte Rectum sogar den Magen an Volum übertrifft. Ein Auswuchs der ventralen Kloakenwand führt bei Amphibien zur Bildung der Harnblase, von der beim Urogenitalsystem wieder die Rede sein wird.

Bei Selachiern öffnet sich eine fingerförmige Drüse (Glandula rectalis s. Processus digitiformis) in den vorderen Abschnitt des Rectums, und sie entspricht vielleicht dem Blinddarm (Coecum) höherer Formen (Fig. 266)[2]). Spuren eines Blinddarmes finden sich bei gewissen Teleostiern; bei Dipnoërn existiert ein blinddarmartiger Anhang der Kloake (Fig. 269).

Bei Fischen, welchen eine Kloake fehlt, liegt der Anus vor der Urogenital-Öffnung.

Reptilien.

Entsprechend dem schärfer differenzierten Hals erreicht der Oesophagus der Reptilien eine relativ grössere Länge als bei den Anamnia. Zugleich ist er von dem ungleich weiteren Magen stets deutlich abgesetzt. Letzterer ist gewöhnlich sackförmig oder schlingenartig gebogen und infolgedessen quergelagert (Schildkröten)[3]). Der Magen der Krokodile ist, was die äusseren Formverhältnisse anbelangt, höher spezialisiert, als derjenige der übrigen Reptilien und nähert sich demjenigen der Vögel.

Schlangen, schlangenähnliche Saurier und Amphisbänen besitzen einen in der Körperlängsachse liegenden, schlanken, spindelförmigen Magen, und der ganze Vorderdarm ist hier entsprechend der zu gleicher Zeit massenhaft und unzerkaut eingehenden Nahrung einer exzessiven Erweiterung fähig. Der Darm liegt nur in mässigen Schlingen, während er bei Lacertiliern reicher gewunden ist, ein Verhalten, das sich bei breitrumpfigen Reptilien, wie bei Cheloniern und Krokodilen, noch steigert.

---

[1]) Aus diesem ursprünglich einfach sich verhaltenden Kloaken-Sphinkter differenzieren sich dann weiterhin der Urogenital- und der Darm-Sphinkter, und aus einem von den Stammmuskeln abzuleitenden, ursprünglich als Depressor caudae wirkenden Muskelgebiet entsteht der M. levator ani, resp. das Diaphragma pelvis.

[2]) Bei Holocephalen findet sich keine fingerförmige Drüse. Sie wird vermutlich ersetzt durch eine Anhäufung tubulöser Drüsen innerhalb der Wand des Rektum.

[3]) Der Ösophagus der Seeschildkröten ist wie derjenige mancher Vögel von spitzen Hornpapillen ausgekleidet. Der Magen der Chelonier zerfällt auf Grund stärkerer Differenzierung der Drüsenzonen in einen Fundusdrüsen- und einen Pylorusdrüsenmagen. Ähnliches kommt auch schon bei Selachiern und Ganoiden vor, und zwar handelt es sich dabei um eine innere und äusserliche Scheidung des Organes (Jungklaus).

Digitized by Google

Der in eine Kloake sich öffnende Dickdarm hat einen geraden Verlauf und zeigt häufig eine beträchtliche Ausdehnung. Er kann an Ausdehnung dem Dünndarm gleichkommen oder eine zweifache Biegung erfahren. Von der bei vielen Reptilien vorhandenen Harnblase wird in einem späteren Kapitel die Rede sein.

Von den Reptilien an aufwärts tritt eine in der Regel asymmetrische Aussackung am Beginn des Dickdarmes auf, die man als Blinddarm (Intestinum coecum) bezeichnet.

Vögel.

In Anpassung an die Nahrung, an die Lebensweise und an den Mangel eines Gebisses ist es bei Vögeln insofern zu einer Art von Arbeitsteilung gekommen, als der Magen in zwei Abteilungen, in eine

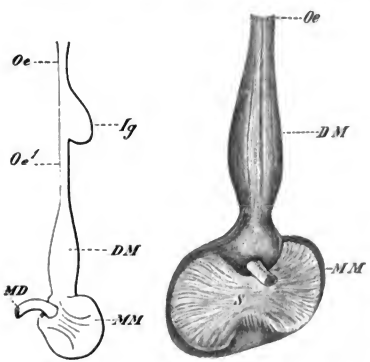


Fig. 272. Fig. 273. Fig. 274.

Fig. 272. Schematische Darstellung des Vorderdarmes eines Vogels. *DM* Drüsenmagen, *Ig* Ingluvies, *MD* Mitteldarm, *MM* Muskelmagen, *Oe*, *Oe'* Ösophagus.

Fig. 273. Muskel- und Drüsenmagen von Fuliera atra. *S* Sehnenplatte des Muskelmagens. Die übrigen Bezeichnungen wie auf Fig. 272.

Fig. 274. Durchschnitt durch die seitliche Partie des Muskelmagens vom Auerhahn. *DS* Drüsenschicht, *L* Lumen des Muskelmagens, nahe seiner lateralen Grenze, *MS* Muskelschicht, *RP* Reibplatte, d. h. erstarrtes Sekret der Drüsenschicht (keratinoide Schicht).

vordere und eine hintere, zerfällt. Nur die vordere (Fig. 272 *DM*), welche ihres grossen Drüsenreichtums wegen Drüsenmagen genannt wird, beteiligt sich durch ihr Sekret an dem Chemismus der Verdauung, die hintere Abteilung dagegen (Fig. 272 und 273 *MM*), auf deren Innenfläche sich eine aus erstarrtem Drüsensekret bestehende keratinoide Schicht befindet, wirkt nur in mechanischem Sinn (Trituration) und besitzt dementsprechend eine ungemein dicke, mit zwei sehnigen Scheiben versehene, muskulöse Wandung (Fig. 273). Aus

Digitized by Google

diesem Grunde spricht man hier von einem Muskelmagen, und es lässt sich konstatieren, dass seine Entwickelung in gerader Proportion steht zu dem Konsistenzgrad der zu bewältigenden Nahrung. Bei Körnerfressern werden wir also die stärkste Muskelwandung und auf der Innenfläche die dickste keratinoide Schicht erwarten dürfen, während durch die Reihe der Insektenfresser hindurch bis zu den Raubvögeln eine kontinuierliche Abnahme dieses Verhaltens zu bemerken ist, wobei sich die obenerwähnte Arbeitsteilung in immer geringerem Grade bemerklich macht. So lässt sich noch in der Reihe der heutigen Vögel der Weg verfolgen, den die Differenzierung des Organes in der Phylogenese eingeschlagen hat.

Schliesslich sei noch jenes Organ des Vogelschlundes erwähnt, das man als Kropf (Ingluvies) bezeichnet, und das entweder eine gleichmässige örtliche Erweiterung des gesamten Schlundes oder nur eine ventrale Ausbuchtung desselben darstellt. Es handelt sich dabei entweder nur um ein Futter-Reservoir oder kann auch die Schleimhaut durch ihren Drüsenreichtum mit einer spezifischen (chemischen) Aufgabe betraut sein.

Der Dünndarm ist in der Regel von beträchtlicher Länge und bildet mehr oder weniger zahlreiche Schlingen, jedoch bestehen sowohl nach Ausdehnung als auch nach Form und Volumen die allergrössten Verschiedenheiten.

Der Dickdarm öffnet sich in eine Kloake und variiert hinsichtlich seines Durchmessers. Das Coecum ist in der Regel paarig und kann eine enorme Länge erreichen (Lamellirostres, Rasores, Ratitae). Andererseits aber kommen alle möglichen Zwischenstufen bis zum völligen Verschwinden vor.

Bei starker Ausdehnung stehen die Blinddärme jedenfalls in wichtiger Beziehung zur Verdauung, indem sie eine Oberflächenvergrösserung der Mukosa darstellen; ja es kann dieses Verhalten noch dadurch eine Steigerung erfahren, dass, wie z. B. beim Strauss, im Innern eine, zahlreiche Windungen bildende Spiralfalte auftritt.

Den Vögeln eigentümlich ist die sogenannte **Bursa Fabricii.** Sie ist ektodermaler Abkunft und stellt ein aus solider, epithelialer Anlage hervorgehendes, später aber zu einer Blase sich aushöhlendes, kleines Gebilde dar, welches in embryonaler Zeit frei in der Beckenhöhle zwischen Wirbelsäule und dem hintersten Teile des Enddarmes liegt. Es stösst nach hinten an den tiefsten Teil der Kloake, in die es unterhalb der Urogenitalöffnungen ausmündet.

Von dem in physiologischer Beziehung noch ganz dunklen Organ erhalten sich bei einigen Vogelarten mehr oder weniger deutliche Reste auch im erwachsenen Zustande.

Säuger.

Wie bei Vögeln, so ist auch bei Säugetieren der Ösophagus scharf vom Magen abgesetzt. Seine Muskeln sind auf eine grössere oder geringere Strecke quergestreift, und zwar ist die quergestreifte Muskulatur vom Pharynx aus auf den Ösophagus fortgesetzt zu denken. Ursprünglich bestand die Muskelwand der Schlundes nur aus glatten Elementen.

Digitized by Google

In Anpassung an sehr verschiedene Nahrungsverhältnisse zeigt der Magen viel zahlreichere Modifikationen als bei irgend einer anderen Wirbeltier-Klasse. In der Regel nimmt er eine mehr oder weniger quere Lage ein und ist sackförmig, wobei die mit dem Ösophagus in Verbindung stehende Pars cardiaca, sowie der nach links schauende Fundus meistens weiter aber auch dünnwandiger sind als die mit dem Duodenum kommunizierende Pars pylorica.

Auf Grund dieser drei verschiedenen Zonen kann man am Säugetiermagen im allgemeinen eine Kardial-, Fundus- und eine Pylorusdrüsenzone mit je einem verschiedenen Drüsencharakter unterscheiden. Bei den Kardialdrüsen handelt es sich um Drüsen mit zylindrischem Epithel (Eiweissdrüsen), bei der Fundusregion aber um Pepsindrüsen mit Haupt- und Belegzellen, welche eine grosse Verbreitung besitzen und sich auch auf die Kardialzone ausdehnen können. Die Drüsen der Regio pylorica besitzen keine Haupt- und Belegzellen; sie gehören mehr zu den Schleimdrüsen.

Unter Berücksichtigung dieser histologischen Verhältnisse fehlt ein wahrer Magen den Monotremen (Fig. 275, **A**). Der bisher als solcher bezeichnete weite Sack ist durchaus drüsenlos und allerorts von einem geschichteten Epithelium ausgekleidet, ein Verhalten, das zweifellos sekundär und zwar im Sinn einer Degeneration aufzufassen ist. Unter den Edentaten begegnet man einer ähnlichen Eigentümlichkeit bei Manis javanica, allein hier sind die Drüsen wenigstens teilweise, nämlich in einem sackartigen Auswuchs im Bereich der grossen Kurvatur, erhalten, während der ganze übrige Magen von einer Hornschicht ausgekleidet ist, die sich zu Zähnchen erheben kann. Dadurch ist der Magen von Manis zu einem Triturationsorgan geworden, in welchem unter Beihilfe von Sand die verschluckten Insekten zerrieben werden.

Bei Pflanzenfressern ist der Magen in der Regel voluminöser und komplizierter als bei Fleischfressern (Fig. 275, 276) und zerfällt häufig in zwei oder mehr Unterabteilungen, Kammern oder Aussackungen. Solche kann man bei Bradypus, manchen Nagern (Muriden) und beim Pferd in der Regio cardiaca und pylorica unterscheiden, während bei herbivoren Beutlern und Ungulaten zahlreiche Zwischenstufen zwischen einfachen und ausserordentlich komplizierten Magenformen existieren. Letzteres gilt in erster Linie für die typischen Wiederkäuer, bei welchen (Fig. 276) der Magen in folgende vier Abteilungen zerfällt: Rumen oder Pansen, Reticulum oder Haube, Omasus oder Blättermagen[1]) und Abomasus oder Labmagen[2]).

Die beiden ersten, also Pansen und Haube, gehören morphologisch nahe zusammen und dienen nur als einfache Behälter, aus welchen die Nahrung wieder in die Mundhöhle emporsteigt, um hier noch einmal eingespeichelt und durchgekaut zu werden. Ist das geschehen, so gelangt sie in den Omasus und von hier aus endlich in den Abomasus, welch letzterer allein mit Labdrüsen und Pylorusdrüsen ausgestattet und als Verdauungsmagen anzusehen ist.

[1]) Auch Buch, Psalterium oder Mittelmagen genannt. Pansen und Reticulum werden als Vordermagen bezeichnet.

[2]) Auch Hintermagen genannt.

Digitized by Google

Von der Eimündungsstelle des Ösophagus in den Pansen zieht eine durch zwei Schleimhautfalten begrenzte Rinne (Schlundrinne) bis an die Öffnung der zweiten Hauptabteilung (Mittelmagen). Nachdem der Nahrungsbrei regurtiert ist und dann zum zweitenmal durch den Ösophagus herabgeleitet, schliessen sich jetzt die beiden Lippen der

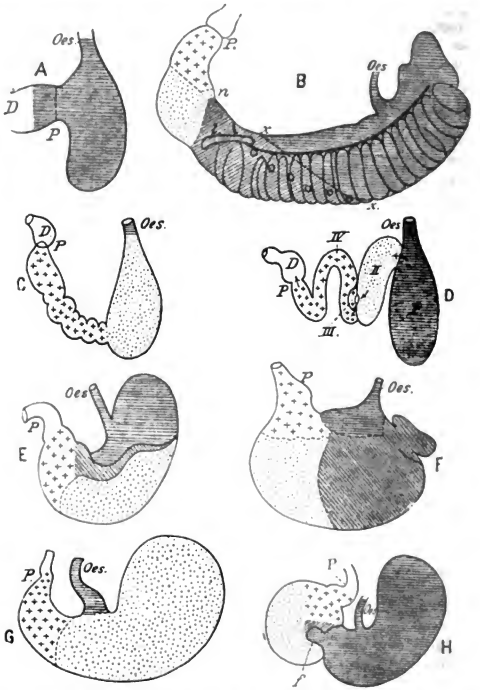


Fig. 275. Schematische Darstellung des Magens verschiedener Säugetiere mit den verschiedenen Regionen. Nach A. Oppel. **A** Ornithorhynchus anatinus, **B** Känguruh (Dorcopsis luctuosa), **C** Zahnwal (Ziphius), **D** Phocaena communis, **E** Pferd, **F** Schwein, **G** Hase, **H** Hamster (Cricetus frumentarius). Die ösophageale, durch ein geschichtetes Epithelium charakterisierte Region ist durch quere, die durch Glandulae cardiacae ausgezeichnete Partie durch schräge Linien angedeutet. Die Zone der Fundusdrüsen ist punktiert, und diejenige der Pylorus-Drüsen trägt kleine Kreuzchen (+ + +). *D* Duodenum, *Oe* Ösophagus, *P* Pylorus, *I—IV* (in **D**) die vier Magen-Kammern, *l* (in **B**) lymphoides Gewebe, *z – z* (in **B**) Grenzlinie zwischen der Regio oesophagea und Regio cardinea, *f* (in **H**) Grenzfalte der Regio oesophagea.

Digitized by Google

Schlundrinne und dadurch wird das Futter direkt in den Mittelmagen (Omasus) geleitet.

Im Gegensatz zum Abomasus sind die drei erstgenannten Magenabteilungen ösophagealen Charakters, ganz oder fast drüsenlos und sind wie der Schlund von Plattenepithel ausgekleidet. Es handelt sich hier sozusagen noch um keinen echten Magen, sondern, wie schon erwähnt, nur um einfache Behälter, in denen das Futter unter dem Einfluss der hohen Temperatur und des feuchten Mediums

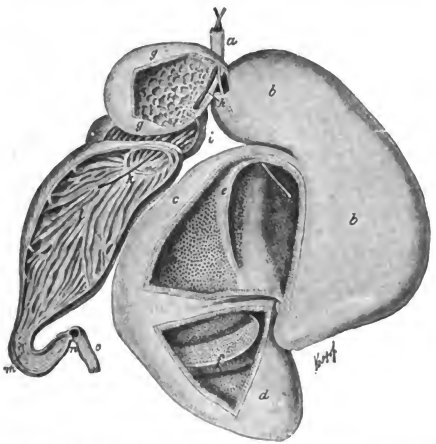


Fig. 276. Magen des Schafes. (Aus Oppel. Nach Carus und Otto.) *a* Ösophagus, *b*, *c*, *d* Unterabteilungen des Pansen, welche durch die Falten *e* und *f* voneinander abgetrennt werden, *g* Haube, *h* Schlundrinne, *i* Blättermagen, *k* Öffnung, welche vom Blättermagen in den Labmagen (*l*, *m*) führt, *n* Valvula pylorica, *o* Duodenum.

mazeriert, eventuell auch durch den Einfluss des Speichels chemisch verändert wird [1]).

Der Omasus ist phylogenetisch und ontogenetisch als jüngstes Differenzierungsprodukt bei der allmählichen Herausbildung des Wiederkäuermagens zu betrachten. Er variiert auch formell und ebenso in der Ausbildung seiner Blätter am meisten; am voluminösesten ist er bei Bos. Ontogenetisch durchläuft er phylogenetisch niedrigere Entwickelungsstufen. Bei den Traguliden ist er rudimentär.

Der Rumen der Cameliden besitzt zwei Haufen drüsenhaltiger Ausstülpungen, die als „Wasserzellen" bezeichnet werden. Dieselben sind durch Septa voneinander abgekammert und mit sphinkter-

[1]) Solche mit Pflasterepithel ausgekleidete Magenbezirke können sich äusserlich auch gar nicht sichtbar vom übrigen Magen abgrenzen, wie z. B. bei Einhufern und Känguruhs.

Digitized by Google

artigen Muskeleinlagen versehen. Der Mittelmagen ist röhrenförmig, fast ohne Blätter und nur mit kurzen Drüsenschläuchen besetzt. Ein Netzmagen ist nicht differenziert.

Der Magen der Bartenwale unterscheidet sich von dem der Zahnwale durch die mangelnde Schärfe der Abschnürung der einzelnen Abteilungen und durch das Grössenverhältnis zwischen erstem und zweitem Magen.

Im Zusammenhang mit der wenig scharfen Absetzung der einzelnen Magenabschnitte voneinander steht die Weite der Kommunikation. Bei den Zahnwalen sind die Kommunikationen oft eng zusammengerückt.

Im allgemeinen weicht der Bartenwal-Magen weniger von dem gewöhnlichen Verhalten des Säugetiermagens ab, als der Zahnwal-Magen.

Der Cetaceenmagen ist von einem einfachen, schlauchförmigen Magen der gut bezahnten Urform der Cetaceen herzuleiten. Die Erwerbung des zusammengesetzten Magens ist die Folge der veränderten Kaufunktion, die endlich ganz einging. Hierdurch wurde die sonst der Kaufunktion zufallende mechanische Zerkleinerung der Nahrung durch längeren Verbleib derselben in der verdauenden Magenabteilung kompensiert (M. Weber).

Alle Cetaceen besitzen die vier oder mehr Magenabteilungen in einer Reihe angeordnet und stehen dadurch im Gegensatz zum Wiederkäuermagen. Darin liegt übrigens nichts Spezifisches für die Cetaceen, da sich viele andere Tiere hierin gerade so verhalten. Das was aber den Cetaceenmagen vor allen anderen Mägen auszeichnet, ist die scharfe und eigentümliche Zweiteilung des echten (mit Zylinderepithel und Drüsen versehenen) Magens. Es ist nämlich die Fundusdrüsen- (Labdrüsenmagen) und Pylorusdrüsenzone nicht nur innerlich, sondern auch äusserlich derart voneinander abgesetzt, dass daraus verschiedene Mägen resultieren. Bei den Sirenen schliesst sich an den Ösophagus der mit tubulösen Drüsen ausgestattete Kardiamagen, welcher einen accessorischen, ebenfalls drüsenreichen Blindsack erzeugt. Der Kardiamagen ist durch eine starke Einschnürung vom Pylorusmagen abgesetzt, und dieser zeigt eine paarige Ausstülpung, welche, wie der Pylorusmagen selbst, Pylorusdrüsen besitzt. Eine eigenartige, an das Blutsaugen angepasste Magenform findet sich in der Reihe der Fledermäuse bei Desmodus, wo sich der pylorische Blindsack darmartig verlängert und, mit Blutkoagula gefüllt, zwei Drittel der gesamten Darmlänge erreicht.

Der gewundene Dünndarm der Mammalia ist gewöhnlich lang und variiert bezüglich seiner Ausdehnung und seines Durchmessers mehr bei domestizierten als bei wilden Formen. Der Anfangsteil bildet häufig eine Schlinge (Duodenalschlinge). Auch der Dickdarm ist meistens von beträchtlicher Länge und erzeugt eine wechselnde Zahl von Schlingen. Sein Durchmesser ist ungleich grösser, als derjenige des Dünndarmes, und er ist von letzterem stets deutlich abgesetzt. Beide unterscheiden sich auch dadurch voneinander, dass der Dickdarm Aussackungen (Haustra) erzeugt, während die Wandungen des Dünndarmes gleichmässig entwickelt sind.

Digitized by Google

Nur der hintere, in die Beckenhöhle sich einsenkende muskelstarke Abschnitt des Dickdarmes (Rectum) entspricht dem Dickdarm der niederen Vertebraten; der übrige, viel grössere Teil ist als eine erst in der Reihe der Säugetiere gemachte Erwerbung aufzufassen und heisst Kolon. An letzterem lässt sich, wie dies aus der menschlichen Anatomie bekannt ist, bei der Mehrzahl der Carnivoren, Nager, bei den Bartenwalen, fast allen Prosimiern und Affen eine aufsteigende quere und eine absteigende Partie unterscheiden. In andern Fällen kommt es zu den mannigfachsten Schlingenbildungen, spiraligen Aufrollungen etc. (Ruminantia), so dass der Enddarm den Mitteldarm an Länge weit übertreffen kann.

Der in weitester Verbreitung vorkommende Blinddarm (das Auftreten von zwei Coeca ist selten) unterliegt, je nach der Art der Nahrung, auch bei den Säugern den allergrössten Schwankungen nach Form und Grösse. So ist er sehr klein oder kann auch ganz fehlen bei Edentaten (Manidae, Bradypodae), vielen Carnivoren, fast allen Zahnwalen, den meisten Insektivoren und Chiropteren, oder kann er bei Herbivoren den ganzen Körper sogar an Länge übertreffen. Zwischen ihm und dem übrigen Dickdarm, von dem er durch eine Falte, die aber nicht mit der Valvula ileocolica des Menschen verwechselt werden darf, abgesetzt sein kann, besteht ein gewisses kompensatorisches Verhältnis. In manchen Fällen (einige Nager, anthropoide Affen, Mensch) tritt bei einem Teil des Blinddarms im Laufe der individuellen Entwickelung eine Verkümmerung ein, so dass man von einem wurmförmigen Fortsatz (**Processus vermiformis**) sprechen kann. Diese Tatsache weist auf den früheren Besitz eines längeren Darmrohres zurück [1]).

Allein die Monotremen unter allen Säugetieren haben eine typische Kloake, und darauf weist ja auch schon der Name dieser Tiergruppe hin. Übrigens werden auch noch bei weiblichen Marsupialiern, Nagern und Insektivoren der Anus und die Urogenitalöffnungen von einem gemeinsamen Sphinkter umgeben. Bei allen übrigen Mammalia sind diese Öffnungen voneinander getrennt (vergl. das Kapitel über die Muskulatur und die Geschlechtsorgane).

Histologie der Darmschleimhaut.

Das den Tractus intestinalis der Vertebraten auskleidende Epithelium ist, abgesehen von der durch geschichtetes Pflasterepithel charakterisierten Mund- und Kloakenhöhle, ursprünglich, d. h. phylogenetisch aus amöboiden Zellen, resp. aus Flimmerzellen hervorgegangen zu denken. In manchen Fällen lässt sich dies auch noch ontogenetisch nachweisen, und bei Amphioxus, sowie bei Protopterus persistiert das Flimmerepithel das ganze Leben hindurch. Bei Ammocoetes gilt dies wenigstens bis zur Zeit der Metamorphose. Der erwachsene

[1]) Bei Lepus ist der enorme, einen lymphoiden Charakter besitzende Blinddarm mit einer Spiralklappe versehen, und Hyrax besitzt, abgesehen von dem an der gewöhnlichen Stelle, d. h. an der Grenze zwischen Dünn- und Dickdarm befindlichen, sehr weiten Coecum, noch ein Paar geräumige, einfache und kegelförmige Blinddärme, welche weiter kaudalwärts am Dickdarm entspringen.

[2]) Bezüglich der Drüsenbildungen im Bereich des Ösophagus verweise ich auf die Arbeit von F. Béguin.

Digitized by Google

Petromyzon, viele andere Fische und die Amphibien besitzen das Flimmerepithel konstant nur noch in gewissen Abschnitten des Darmkanales, und bei den höheren Vertebraten endlich tritt dasselbe in nachembryonaler Zeit nur noch ausnahmsweise auf. An seiner Stelle trifft man mit grosser Regelmässigkeit ein gewöhnliches Zylinderepithel, dessen Randsaum gestrichelt zu sein pflegt. Mit Recht wird diese Strichelung im Sinn einer letzten Andeutung des früheren Flimmerkleides aufgefasst, ja bei einigen niederen Vertebraten (Selachier, Proteus, Salamanderlarven) kann man sogar noch eine aktive, amöboide Bewegung der einzelnen Epithelzellen nachweisen. Diese aktive Beteiligung der Zelle am Resorptionsprozess ist als ein altes Erbstück von primitiven wirbellosen Tieren her zu betrachten, wo die „intrazelluläre Verdauung" noch eine sehr grosse Rolle spielt. Im Gegensatz dazu geschieht bei den Vertebraten, zumal bei den höheren, die Aufnahme der Nahrungsstoffe, nachdem sie, je nach verschiedener Art, eine verschieden chemische Umänderung erfahren haben, in der Regel ohne sichtbare, formelle, äusserlich erkennbare Veränderung der Gesamtzelle. Weitere Umsetzungen finden dann in der Zelle selbst statt, und erst nach Ablauf dieses Prozesses erscheinen die betreffenden Stoffe resorptionsfähig.

Bei Amphioxus, den Cyklostomen und Dipnoërn hat man sich noch die ganze Darmschleimhaut sezernierend vorzustellen, d. h. jede Epithelzelle stellt eine kleine Drüse für sich dar. Die übrigen Fische, die Amphibien und Reptilien erreichen bereits eine höhere Stufe, insofern Zellgruppen im Magen zur Bildung von einfachen Schlauchdrüsen zusammentreten, und diese erfahren bei den Säugern noch eine ungleich feinere Differenzierung[1]). Entsprechend ihrem Auftreten in den verschiedenen Regionen teilt man die Magendrüsen in Fundus- und Pylorusdrüsen, und dazu kommen bei zahlreichen Mammalia noch die sogenannten Kardiadrüsen. Die wichtigsten sind die Fundusdrüsen. Als Hauptbestandteile derselben finden sich bei Fischen, Amphibien und zahlreichen Reptilien feingekörnte Zellen, welche ihrer Lage nach als Drüsengrundzellen oder Grundzellen bezeichnet werden. Den Drüsenhals nehmen die Drüsenhalszellen oder Halszellen ein. Beide stehen also räumlich getrennt.

Bei den Säugern finden sich auch zwei Zellarten in den Drüsenschläuchen, welche räumlich nicht getrennt sind, sondern mehr untermischt in den Drüsenschläuchen liegen. Es sind dies die sogen. Belegzellen und die der Zahl nach überwiegenden Hauptzellen[2]).

---

[1]) Dass die Monotremen keine Magendrüsen besitzen, wurde früher schon erwähnt.

[2]) Inwieweit dieses Verhalten der Säugetiere von demjenigen der niederen Vertebraten abgeleitet werden kann, ob und wie sich also die Beleg- und Hauptzellen aus den Grundzellen heraus entwickelt haben, oder ob nach der Oppel'schen Theorie die Hauptzellen der Säuger den Halszellen niederer Vertebraten und die Belegzellen den Grundzellen entsprechen, ist noch Gegenstand der Kontroverse. Dieselbe Unsicherheit herrscht darüber, ob, was allerdings wahrscheinlich ist, alle Arten von Drüsenzellen, also Hals-, Grund-, Beleg- und Hauptzellen, oder nur gewisse Abteilungen derselben, an der Bildung des Magensaftes beteiligt sind.

Aus den Untersuchungen Rina Monti's über das Verhalten der Magenschleimhaut des Murmeltieres ergibt sich mit Sicherheit, dass die Belegzellen mit der Salzsäure-, die Hauptzellen aber mit der Pepsin-Produktion betraut sind. Über das Verhalten des Epithels der Magendrüsen während des Winterschlafs verweise ich auf die Originalarbeit.

Digitized by Google

Im Darm der Wirbeltiere, zumal bei den höheren (Vögel, Säuger), spielen die tubulösen Glandulae intestinales (Lieberkühn'sche Drüsen)[1]), eine grosse Rolle, und was die Säugetiere anbelangt, so treten hier im Duodenum auch noch die Glandulae duodenales (Brunner'sche Drüsen) auf. Diese entstehen phylogenetisch in engem Anschluss an die Pylorusdrüsen des Magens und beschränken sich bei vielen Säugetieren auf den Anfangsteil des Darmes, bei anderen aber überschreiten sie die Einmündungsstelle des Gallenganges und breiten sich sekundär nach abwärts im Darme aus.

Eine sehr grosse Verbreitung im Darm haben die Schleimzellen, bezw. Becherzellen, und dasselbe gilt auch für die Leukocyten. Letztere häufen sich namentlich in der Submukosa an, durchwandern von hier aus die Schleimhaut und gelangen in das Lumen der Darmes. Sie verhalten sich also hier genau so wie in allen übrigen

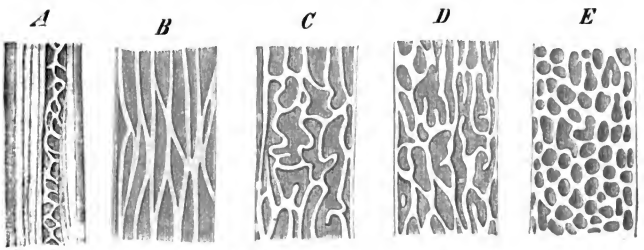


Fig. 277. Halbschematische Flächenschnitte durch Fischdärme zur Demonstration des Überganges der Längsbuchten in rundliche Krypten. Nach Edinger. A von Petromyzon mit der deutlich vorspringenden Spiralfalte, B von einem Selachier, C—E von verschiedenen Teleostiern.

Schleimhäuten des Körpers sowie in den Wandungen zahlreicher Blutgefässe (vergl. das Lymph-System).

Über die Schichtung der Darmwand habe ich früher bei der Einleitung schon das Nötige berichtet, und ich gehe hier nur noch auf die im Interesse einer Oberflächenvergrösserung auftretende Faltenbildung der Schleimhaut etwas ein.

Mit den sogen. Kryptenbildungen haben die Glandulae intestinales (Lieberkühn'sche Drüsen) genetisch nichts zu schaffen. Auch phylogenetisch sind sie nicht aus einer Verwachsung von Falten der Mukosa entstanden zu denken, sondern sie bilden sich durch ungleiches Wachstum des Epithels, dessen Resultat in diesem Falle Hohlsprossen sind. Kurz, diese Organe sind sowohl nach ihrem histologischen Baue, als auch nach ihrer physiologischen Tätigkeit als echte Drüsen zu betrachten (A. Oppel).

Verschiedenartig gestaltete Erhebungen der Schleimhaut treten schon bei Selachiern, wie z. B. bei Spinax, Rhina und Tor-

[1]) Jene Theorie, wonach die Epithel-Regeneration der Darmschleimhaut von den Glandulae intestinales ausgehen soll, ist nach neueren Untersuchungen für Echidna, Dasyurus und Perameles nicht haltbar und lässt sich wohl überhaupt nicht aufrecht halten.

Digitized by Google

pedo, auf; sie lassen sich auch bei den Amphibien, wie namentlich bei den Anuren, nachweisen; zu höherer und reicherer Ausbildung aber gelangen sie erst bei den Mammalia.

Was ihren Bildungsmodus anbelangt, so ist er ein doppelter: 1. entstehen sie aus Faltenbildungen, d. h. aus einer Zerklüftung der Darmoberfläche (Parallele mit der Phylogenese), und 2. in Form kleiner Erhebungen (Fig. 277).

Ausser jenen leistenförmigen oder auch zottigen Auswüchsen der Schleimhaut gibt es bei Ratiten und Säugern auch noch solche, welche in Gestalt von Querfalten ins Darmlumen einspringen (Plicae circulares [Valvulae conniventes Kerkringi] des Dünn- und Plicae semilunares coli).

Anhangsorgane des Darmkanals.

Die Leber, das Pankreas und wahrscheinlich auch die Appendices pyloricae, die Magen- und Darmdrüsen entstammen einer primitiven Drüsenformation, welche den Mitteldarm der Vorfahren der heutigen Wirbeltiere charakterisierte. Dieser Formation lag in ihrer longitudinalen, serienartigen Anordnung ein segmentaler Charakter zugrunde, von dem sich auch heute noch in sehr frühen Entwickelungsstadien, zumal bei den Amnioten, Spuren nachweisen lassen (vergl. hierüber die Arbeit von Jean-Amédée Weber, wo sich auch ein sehr umfassendes Literaturverzeichnis findet).

Leber.

Die der Nachbarschaft stets genau sich anpassende und den Tractus intestinalis namentlich von der Ventralseite her mehr oder weniger weit überlagernde Leber kommt jedem Wirbeltier zu[1]). Sie ist durch eine Bauchfellduplikatur an der Körperwand befestigt und entwickelt sich am Anfangsteil des Mitteldarmes, und zwar von dem intestinalen (entodermalen) Epithel aus, d. h. sie bildet sich mit dem Pankreas, wovon später die Rede sein wird, aus einem und demselben entodermalen Mutterboden. Die Leber, ein typisch gelapptes Organ, ist onto- und phylogenetisch älter als das Pankreas[2]).

Bei Anamnia (Ganoiden und Ichthyoden z. B.) ist sie in der Regel relativ voluminöser als bei Amnioten, und carnivore Tiere besitzen gewöhnlich eine grössere Leber als herbivore.

Die spezielleren Entwickelungsvorgänge gestalten sich folgendermassen:

Bei Amphioxus, Cyklostomen, Selachiern, Dipnoërn (Ceratodus), Teleostiern, Sauropsiden und Säugern ent-

[1]) Es ist sehr wahrscheinlich, dass der kaudalwärts an die letzten Kiemen sich anschliessende blindsackartige Auswuchs am Darm von Amphioxus im Sinn einer Leberanlage gedeutet werden darf (Coecum hepaticum). Die Abschnürung der medianen Leberfalte vom Darm schreitet beim Embryo kaudalwärts fort, und erst sekundär nimmt der daraus entstehende Blindsack eine rechtsseitige Lage an. Die Leberentwickelung des Amphioxus skizziert so gewissermassen bereits im wesentlichen die der Leberentwickelung der Vertebraten zugrunde liegende Anlage.

[2]) Bezüglich der ersten Leberentwickelung bei Vögeln verweise ich auf die Arbeit von W. Hildebrandt. Über die Leberentwickelung von Accipenser ruthen. vergl. A. Nicolas.

Digitized by Google

steht die Leber als ventrale Darmausstülpung, kranial vom Ductus omphalo-entericus, kaudal vom Sinus venosus. Bei allen genannten Tiergruppen produziert der kraniale Teil der primären Leberfalte Lebergewebe, während aus dem kaudalen Gallenblase und Ductus choledochus entstehen. Der letztere wird durch einen kranio-kaudal fortschreitenden Abschnürungsprozess der primären Falte vom Darm gebildet. Die Art, in der die Bildung tubulösen Gewebes eingeleitet wird, ist bei verschiedenen Klassen verschieden. Es ist dies von sekundärer Bedeutung und hängt wesentlich von örtlichen und zeitlichen Beziehungen des Organs zum Sinus und Ductus venosus ab. Bei Selachiern bilden sich paarige, seitliche Ausstülpungen aus dem kranialen Teil der primären Falte, welche zu Leberlappen werden, bei Reptilien eine kompakte Anlage, welche sich nachträglich in zwei, aus tubulösem Drüsengewebe bestehende Knospen teilt; bei Vögeln ist die Epithelwucherung, welche die Tubulus-Bildung einleitet, auf zwei bestimmte Stellen der primären Falte konzentriert. Es entstehen zwei „Gänge". Bei Säugern und Teleostiern wird ein dicker, kompakter Epithelwulst gebildet, von welchem die Schlauchbildung ausgeht (Piper).

Von der gemeinsamen tubulösen Grundform haben sich die Myxinoiden[1]) am wenigsten entfernt, während die Amphibien und Reptilien, zumal aber die Säugetiere, am weitesten davon abgewichen sind. Als Causa movens für alle Abweichungen von dem ursprünglichen tubulösen Bau ist das Gefässsystem zu betrachten, das bezüglich seiner Anordnung und Verteilung gerade bei der Leber ein ganz spezifisches Verhalten erkennen lässt. Man kann also für die Leber keine kontinuierliche Entwickelungsreihe statuieren, sondern muss einen divergenten Bildungsmodus annehmen und die Säugetiere von Vorfahren ableiten, die tiefer standen als die jetzt lebenden Amphibien. Von diesen Proamphibien führt eine Entwickelungsreihe der Leber zu den Amphibien und Sauropsiden, die andere zu Echidna und den übrigen Säugern.

Die formellen Verschiedenheiten der Leber bei den einzelnen Tiergruppen sind durch die äussere Umgebung, d. h. durch die von der engeren oder weiteren Nachbarschaft (Magen, Darm etc.) ausgehenden Einwirkungen bedingt. Es wird sich also in erster Linie um die Raumverhältnisse der Bauchhöhle und deren Organe handeln. Ferner kommen in Betracht die innigen Beziehungen zur Pfortader sowie zur unteren Hohlvene durch die Venae hepaticae, und endlich ist noch die zur Lappenbildung des Organs in wichtigen Beziehungen stehende Zwerchfellatmung zu erwähnen.

Was das feinere Verhalten der Sekretkapillaren anbelangt, so handelt es sich um eine dendritische, bezw. um eine netz-

[1]) Die Myxinoidenleber steht in ihrer Struktur derjenigen der Gl. submaxillaris der Säuger sehr nahe, unterscheidet sich aber von ihr durch das Vorhandensein einer sehr starken Schicht von glatten Muskelfasern, welche die grossen Blutgefässe und die Gallengänge in sich aufnimmt. — Wie der Darmkanal, so macht auch die Leber des Ammocoetes bei der Umwandlung in das Petromyzonstadium eigenartige Veränderungen durch. Anfangs von typisch tubulösem Bau, mit Gallenblase, Gallengängen und einem zum Darm führenden Kanal, degeneriert das Organ nach Obliteration dieses Kanals teilweise. Gallenblase, -Gänge und -Kapillaren verschwinden allmählich, die Blutkapillaren dagegen werden grösser und umspülen die Zellenbalken mehr (Funktionswechsel).

Digitized by Google

artige Anordnung derselben, und zwar kommen bei diesen Verschiedenheiten nicht nur verschiedene Tiergruppen, sondern auch verschiedene Altersstufen in Betracht, derart, dass, wie z. B. beim Menschen, in den Embryonalstadien nur der dendritische Typus mit blind endigenden Ästen, ohne jeden Maschenbau, angetroffen wird, während man beim erwachsenen Menschen den netzförmigen Typus durchgeführt sieht (vergl. Hering, Eberth, Oppel, Braus und Bluntschli).

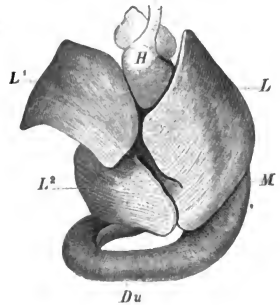


Fig. 278.

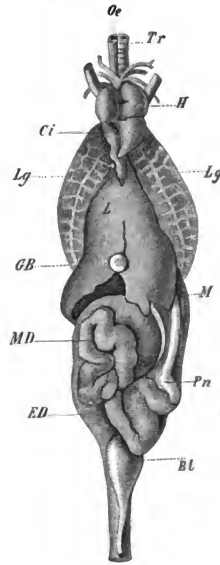


Fig. 279.

Fig. 278. Leber von Rana esculenta, von der Ventralseite gesehen. *D* Duodenum, *H* Herz, *L*, *L*¹, *L*² die verschiedenen Leberlappen, *M* Magen.

Fig. 279. Situs viscerum von Lacerta agilis. *Bl* Harnblase, *Ci* Vena cava inferior, *ED* Enddarm, *GB* Gallenblase, *H* Herz, *L* Leber, *Lg*. *Lg*¹ die beiden Lungen mit ihrem Gefässnetz, *M* Magen, *MD* Mitteldarm, *Oe* Ösophagus, *Pn* Pankreas, *Tr* Trachea.

Die Aufgabe der im allgemeinen sehr voluminösen und blutreichen Leberdrüse beruht nicht nur auf der Gallenbereitung, sondern das Organ steht auch noch in anderen wichtigen Beziehungen zum Stoffwechsel (Chemismus des Blutes, Glykogenbereitung, Harnstoff etc.). Mit dem Darmlumen steht sie durch einen oder mehrere Ausführungsgänge (Ductus choledochus s. Ductus hepato-entericus) in Verbindung. Eine Gallenbase (Vesica fellea), welche in morphologischer Hinsicht als ein stark modifizierter, erweiterter Gallengang zu betrachten ist, kann vorhanden sein oder fehlen; im ersteren Fall ist sie durch einen Ductus cysticus mit dem den allergrössten Schwankungen unterliegenden Gallenausführungssystem verbunden. Bezüglich des letzteren verweise ich auf die Fig. 280 **A—C**.

Digitized by Google

Bauchspeicheldrüse (Pankreas).

Die Bauchspeicheldrüse, deren Bau, was die charakteristischen Punkte der einzelnen Drüsenzelle anbelangt, im wesentlichen mit anderen Drüsen des Verdauungsapparates, so z. B. mit den grossen Drüsen der Mundhöhle, übereinstimmt, und die als die älteste Speicheldrüse der Vertebraten zu betrachten ist (A. Oppel), entwickelt sich, wie bereits erwähnt, im Bereich des Anfangsteiles des Dünndarmes (Duodenum) in der Nachbarschaft der Leber, und zwar in Form verschiedener selbständiger Wucherungszonen des Darmepithels.

Bei Teleostiern, Dipnoërn, Amphibien, Sauropsiden und Säugern unterscheidet man in der Regel drei Pankreas

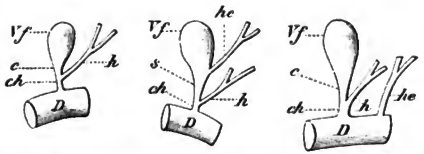


Fig. 280. A, B, C Verschiedene Modifikationen des Gallenausführungssystems. *c* und *s* Ductus cysticus, *ch* Ductus choledochus, *D* Duodenum, *h* Ductus hepaticus, *hc* Ductus hepato-cysticus, *hc* Ductus hepato-entericus, *Vf* Vesica fellea.

anlagen[1]), eine dorsale und zwei ventrale[2]), welche, in unmittelbarer Nähe der Mündung des Ductus choledochus, vom Epithel des Ductus oder dem des Darmes ausgehen. Bei Selachiern, Ganoiden, Cyklostomen liegen besondere Verhältnisse vor. So begegnen wir bei Selachiern nur einer dorsalen Pankreasanlage, und die ventralen Anlagen fehlen vollständig.

Bei Acipenser ruthenus verlieren die dorsale und die linke ventrale Pankreasanlage in einem gewissen Embryonalstadium ihre Verbindung mit dem Duodenum (dorsale Anlage), bezw. mit dem Ductus choledochus (linke ventrale Anlage), so dass schliesslich das gesamte Pankreas nur mit einem einzigen Ausführungsgang in den Darm mündet. Jener entspricht der ursprünglich rechten ventralen Pankreaslage (A. Nicolas).

Bei dem Versuch, diese verschiedenen Entwickelungsmöglichkeiten auf ein gleichartiges ursprüngliches Verhalten zurückzuführen, stehen zwei Wege offen. Entweder kann man annehmen, dass ursprünglich zahlreiche Pankreas-Anlagen vorhanden waren, und dass dort, wo sie heute fehlen, ein Verlust eingetreten ist, oder aber, dass ursprünglich nur eine Anlage existierte und die übrigen neuere Er-

[1]) Nach der Auffassung von Brachet besteht im Auftreten der grossen Drüsen folgende ontogenetisch-phylogenetische Parallele: ontogenetisch treten in zeitlicher Reihenfolge auf 1. die Leber, 2. das dorsale und 3. das ventrale Pankreas. Phylogenetisch tritt zuerst die Leber auf (Amphioxus, Cyklostomen), dann die Leber zusammen mit dem dorsalen Pankreas (Selachier), und endlich gesellt sich zu der Leber und dem dorsalen Pankreas auch noch ein ventrales Pankreas (höhere Vertebraten, Säuger, Mensch).

[2]) Die linke ventrale Pankreas-Anlage von Ceratodus scheint rudimentär zu bleiben oder rückgebildet zu werden (L. Neumayer).

Digitized by Google

werbungen seien. Im ersteren Falle würden die Ganoiden, im letzteren die Selachier als Ausgangspunkt zu betrachten sein. Mag man sich nun für diese oder jene Möglichkeit entscheiden, so ist doch aus allen den bis jetzt bekannten Tatsachen der sichere Schluss zu ziehen, dass jene ursprünglich getrennten Anlagen während der weiteren Entwickelung zu einem mehr oder weniger einheitlichen Organ miteinander verschmelzen können, oder dass sich die eine oder die andere von ihnen schon während der Ontogenese wieder gänzlich zurückbildet. Auf Grund dessen schwankt die Zahl der späteren Ausführungsgänge, und in manchen Fällen kann es auch zu einer Verbindung mit dem Ductus choledochus kommen (Fig. 281).

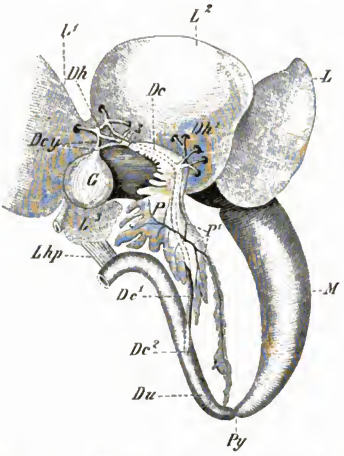


Fig. 281. Pankreas und Gallensystem von Rana esculenta. *Dcy* Ductus cystici, welche mit den Ductus hepatici *Dh* ein Netzwerk formieren, aus dem schliesslich drei Sammelgänge (*3*) hervorgehen, welche sich zum Hauptausführungsgang *Dc* vereinigen. Letzterer durchzieht die Substanz des Pankreas (*P*), nimmt bei Dh^1 weitere Ductus hepatici und bei P^1 die Ductus pankreatici auf. Bei Dc^1 verlässt er die Substanz des Pankreas, wird frei und mündet bei D^2 in das Duodenum. Letzteres ist durch das Ligamentum hepatoduodenale (*Lhp*) an die Leber (L^3) befestigt. *G* Gallenblase, L—L^3 die verschiedenen Leberlappen gegen den Kopf zurückgeschlagen, so dass ihre dorsale Fläche frei liegt, *M* Magen, *Py* Pylorsgegend.

Welcher embryonale Gang als dauernder Abflussweg bestehen bleibt, ist, wie oben bereits bei den Sturionen angedeutet wurde, in den verschiedenen Klassen, sowie auch in den verschiedenen Gattungen der gleichen Klasse verschieden.

Nach Form und Grösse stark variierend stellt das ausgebildete Pankreas ein bandartig plattes oder ein mehr oder weniger gelapptes Organ dar, welches seiner grössten Ausdehnung nach in der Regel in der Duodenal-Falte liegt. In manchen Fällen, wie z. B. bei Protopterus, überschreitet es den Darm nicht, sondern bleibt in dessen Wandung eingebettet, und bei Teleostiern, wo man früher bei erwachsenen Tieren die Existenz eines Pankreas gänzlich leugnete, wird es zum Teil von der Leber umschlossen, zum Teil aber stellt es keine kompakte Drüse dar, sondern ist in Form feiner, zwischen den Platten des Mesenteriums eingeschlossener Züge durch die ganze Bauchhöhle verteilt.

Bei den Petromyzonten findet sich die Bauchspeicheldrüse

Digitized by Google

am kranialen Ende des Mitteldarmes und ist hier in die Darmwand eingebettet. Es liegt teils (und zwar zum allergrössten Teil) in der Spiralfalte, teils im dorsalen Abschnitt der Leber, steht aber nach vollendeter Entwickelung zu dem Epithel des Darmkanales in keinen Beziehungen mehr und öffnet sich auch nicht in denselben. Auch bei Myxine und Bdellostoma existiert in der Gegend des Gallenganges ein in die Darmserosa eingebettetes, drüsiges Organ, dessen Läppchen einzeln in den Gallenblasengang münden.

Was die feineren Strukturverhältnisse des Cyklostomen-Pankreas betrifft, so erinnern dieselben auffallend an die sogenannten „intertubulären Zellhaufen“ („Langerhans'sche Inseln“), wie sie in der ganzen Wirbeltierreihe als in das gewöhnliche Pankreas eingesprengte, eigenartige Bildungen nachgewiesen worden sind. Es handelt sich dabei um in den Drüsenschläuchen des Mitteldarms liegende diffuse Zellgruppen von epithelialer Herkunft, über deren Drüsencharakter kein Zweifel bestehen kann, und die, da ein Ausführungsgang nicht deutlich, oder wie bei den Säugern, überhaupt nicht nachweisbar ist, in mancher Hinsicht an Blutgefässdrüsen erinnern. Das in Betracht kommende Sekret würde also in die umgebenden Lymphräume abströmen[1]).

Die Deutung dieser Gebilde ist sehr schwierig; am plausibelsten aber erscheint mir die von A. Oppel ausgesprochene Auffassung, wonach es sich dabei um eine phyletisch ältere, einfachere Form des Pankreas, um ein „Urpankreas“ handeln würde, welches sich in den mannigfachsten Modifikationen bei sämtlichen Vertebraten, wenn auch nur in rudimentärer Weise, noch forterhalten hat. Dieses, aus dorsalen und ventralen Darmdivertikeln hervorgegangene Urpankreas hat man sich als ein zusammenhängendes Drüsensystem vorzustellen, welches mit seinen Schläuchen den Mitteldarm umzieht und welches mit der Leber insofern in genetischem Zusammenhang steht, als die ventralen Divertikel aus dem primitiven Lebergang ihren Ursprung nehmen (C. v. Kupffer).

Auf Grund des Vorstehenden würden also der Bauchspeicheldrüse der Wirbeltiere vielleicht zwei ganz verschiedene Drüsen zugrunde liegen, die zwar beide dem Darmepithel entstammen, von denen aber die eine, das Urpankreas, nur noch bei den rezenten Cyklostomen als selbständige Drüse (pankreasähnliches Organ) erhalten blieb, während es, unter allmählichem Verlust der Ausführungsgänge, bei den übrigen Wirbeltieren funktionell zurückgetreten ist und der zweiten Drüse, dem bleibenden Pankreas, die Vorherrschaft gelassen hat (A. Oppel).

[1]) Die Langerhans'schen Inseln, sowie auch das ganze Pankreas zeichnen sich in der gesamten Vertebratenreihe durch einen ausserordentlichen Reichtum an Blutgefässen aus. Dies gilt namentlich für die Säugetiere (vergl. A. Pensa).

Nach H. Küster sollen die Langerhans'schen Inseln beim Menschen schon in frühester Fetalzeit als Sprossen aus den Drüsengängen entstehen. Später ordnen sich die Zellen zu Bändern oder Reihen und gehen enge Beziehungen zu Kapillaren ein. Die Trennung von den Drüsengängen erfolgt schon sehr bald. Gegen das Ende des Fetallebens hört das Wachstum der Inseln gänzlich auf, und letztere bleiben nun das ganze Leben hindurch unverändert bestehen.

Bei Prosimiern (z. B. bei Lemur mangos var. rubifrons) sollen die Langerhans'schen Inseln so zahlreich auftreten, dass sie die Textur des Pankreas geradezu beherrschen.

Digitized by Google

Rückblick.

Das Darmrohr sämtlicher Wirbeltiere baut sich aus zwei Keimblättern auf; aus dem Entoderm und dem Mesoderm. Ersteres liefert die für den Tractus intestinalis spezifischen Elemente, die sezernierenden und resorbierenden Epithelien der Mukosa und ihrer Derivate (Drüsen), letzteres dagegen die Muskel- und Bindegewebsanlagen samt den Gefässen. Die Nerven stammen vom sympathischen und cerebrospinalen System, und zwar spielt das letztere eine weit untergeordnetere, im allgemeinen auf die Eingangs- und Ausgangsöffnung, sowie auf den Vorderdarm beschränkte Rolle. In seiner ursprünglichen Form ist das Darmrohr als ein ganz einfacher, in der Längsachse des Körpers verlaufender, durch Peritoneallamellen an der Coelomwand aufgehängter Schlauch zu denken, und wenn es später zu einer Krümmung oder gar zu Schlingenbildungen kommt, so ist dies z. T. auf eine Inkongruenz zwischen seiner eigenen Wachstums-Intensität und derjenigen des Körpers zurückzuführen.

Durch einen, in engstem Konnex mit der Beschaffenheit, der Aufnahme, der Verarbeitung und Ausführung der Nahrung stehenden Differenzierungsprozess zerfällt der Darm der meisten Wirbeltiere in drei grosse, äusserlich mehr oder weniger deutlich voneinander abgegrenzte Abschnitte, die man als Vorder-, Mittel- und Enddarm bezeichnet. Innerlich können sie durch klappenartige Bildungen voneinander geschieden sein, und diesen Vorrichtungen kommt die Aufgabe zu, dem Speisebrei nur in einer Richtung das Weiterrücken zu gestatten, also eine Rückstauung desselben zu vermeiden, und zweitens, ihn auf eine bestimmte Zeit in einem und demselben Darmabschnitt zurückzuhalten.

Am Eingang zur Mundhöhle finden sich in allgemeinster Verbreitung Kieferbildungen, viel seltener, wie z. B. bei den Cyklostomen, knorpel-häutige Saugringe oder gar nur elastische Cirrhen, wie bei Amphioxus. Fleischige, d. h. muskulöse Lippen sind fast nur auf die Säugetiere beschränkt, doch sind sie auch hier nicht allgemein verbreitet.

Die Organe der Mundhöhle lassen sich einteilen: in Zähne, Drüsen und in die Zunge. Dazu kommen noch lymphoide Organe, von welchen in einem späteren Kapitel die Rede sein wird.

Was die Zähne betrifft, so gehen sie teils aus dem äusseren, teils aus dem mittleren Keimblatte hervor und sind einer formellen Anpassung an die Art der Aufnahme und Bewältigung der Nahrung unterworfen, woraus eine ungemeine Vielgestaltigkeit derselben resultiert. Ebenso finden wir einen auf derselben Ursache basierenden homodonten und heterodonten Zahncharakter, sowie eine Verschiedenheit in der Verbindung der Zähne mit ihrer Unterlage. Während das in der Regel aus einer sehr grossen Zahl von Zähnen bestehende Gebiss der Fische, Amphibien und Reptilien einer stetigen Regeneration fähig ist, sehen wir dasjenige der Säugetiere in der genealogischen Entwickelung einer fortschreitenden Reduktion unterworfen, und ferner ist hier der Zahnwechsel mit der zweiten Dentition in der Regel ein für allemal beendigt.

Bei den Drüsen der Mundhöhle konnte festgestellt werden, dass

Digitized by Google

sie erst von den höheren Amphibien an, d. h. erst bei Tieren auftreten, welche das Wasserleben aufzugeben im Begriffe stehen.

In ihren ersten Anfängen fast noch indifferent und mit ihrem klebrigen Sekret für die Nahrungsaufnahme nur von mechanischer Bedeutung, erfahren diese, zunächst in Anpassung an die Luftatmung auftretenden Organe von Stufe zu Stufe, sowohl in morphologischer als in physiologisch-chemischer Beziehung, immer höhere Differenzierungen, die von den Reptilien an zur Herausbildung von eigentlichen Speicheldrüsen führen. Die bei einigen Repräsentanten dieser Tiergruppe auftretende und als furchtbare Waffe dienende Giftdrüse ist als eine in bestimmter Richtung modifizierte Oberlippendrüse zu betrachten. Die Speicheldrüsen sämtlicher Amnioten lassen sich ihrer Lage nach in zwei grosse Hauptgruppen zerfällen. Die eine findet sich am Boden der Mundhöhle, die andere wird durch die Mundranddrüsen mit ihren Derivaten repräsentiert.

Die ebenfalls aus dem Epithel des primären Vorderdarmes sich entwickelnde Glandula thyreoidea nnd Thymus sind phylogenetisch zum Teil vielleicht auf rudimentäre Kiemenorgane zurückzuführen und mögen, was die Schilddrüse betrifft, in ihrer weiteren Stammesgeschichte zunächst ein Drüsen-Stadium mit offenem Ausführungsgang durchlaufen haben. Später trat dann mit ihrer Abschnürung vom Darmrohr ein nochmaliger Funktionswechsel ein.

Was die Zunge anbelangt, so ist sie bei Fischen und Ichthyoden noch sehr rudimentär und keiner eigenen Bewegung fähig, insofern sie nur einen Schleimhautüberzug der Copularia des Viszeralskelettes darstellt. Die definitive Zunge der Salamandrinen und ebenso die eine höhere Ausbildung erreichende Zunge der Anuren ist nur zum kleinsten Teil von der Fisch- oder Ichthyodenzunge abzuleiten. Der stark muskulöse, drüsige, weit grössere Abschnitt des Organes stellt vielmehr eine erst in der Reihe der Amphibien gemachte, neue Erwerbung dar.

Bei Reptilien komplizieren sich die Entwickelungsvorgänge immer mehr, und die Zunge wird, wie dies übrigens auch schon in der Reihe der Amphibien zu beobachten ist, in Anpassung an die Art der Nahrungsaufnahme zu einem Fang-, bezw. zu einem Tastapparat (gewisse Reptilien) und zum hauptsächlichsten Träger des Geschmackssinnes. Unter beharrlich fortschreitender Volumsvermehrung erreicht die Zunge bei Säugetieren nach jeder Hinsicht ihre vielseitigste Funktionsfähigkeit und damit das Maximum ihrer Vollendung. Die an ihrer Unterfläche liegende Sublingua soll ein altes Erbstück von niederen Vertebraten darstellen, jedoch bedarf dies noch der Bestätigung.

Was endlich den Darm selbst betrifft, so bleibt er bei Amphioxus, den Cyklostomen, gewissen Teleostiern, Dipnoërn und den niedersten Amphibien (Proteus) insofern auf primitiver Stufe stehen, als er zeitlebens ein in der Körperlängsachse verlaufendes, ganz gerades Rohr darstellt, das entweder gar keine oder doch nur sehr undeutliche Spuren eines Zerfalles in die obengenannten drei Hauptabschnitte erkennen lässt.

In allen diesen Fällen bildet die Einmündungsstelle des Ductus hepato-entericus, d. h. der embryonale Ausgangspunkt für die Leberanlage, den äusserlich allein sicheren Anhaltspunkt für die Grenzbestimmung des Vorder- und Mitteldarmes.

Digitized by Google

Da nun jene Stelle bei manchen Teleostiern sehr weit vorne, unmittelbar hinter dem Herzen, d. h. da liegt, wo man bei anderen Vertebraten erst den Anfang des Oesophagus erwarten würde, so geht (ganz abgesehen von histologischen Gründen) daraus hervor, dass sich in dem betreffenden Beispiel die morphologischen und physiologischen Begriffe des Magens nicht decken, und dass hier die sonst dem Magen zufallende physiologische Rolle vom Mitteldarme übernommen werden muss (s. später).

Neben diesen Fällen eines ganz gerade verlaufenden Darmrohres finden sich nun schon von den Fischen an die allerverschiedensten Grade von Schlängelungen und Schlingenbildungen des Mitteldarmes (weniger des Enddarmes), welche alle als Anpassungen an die Nahrung, d. h. als sekundäre Erwerbungen aufzufassen sind. Sie können so weit gedeihen, dass der auch in seinen Kaliberverhältnissen stark schwankende Darm, wie z. B. bei vielen Vögeln und pflanzenfressenden Säugetieren, die Körperlänge um ein Vielfaches übertrifft. Dadurch wird eine Vergrösserung der verdauenden Fläche, eine Verlangsamung und infolgedessen eine gesteigerte Resorption des Speisebreies erreicht, lauter Vorteile, die noch durch die mannigfachsten Falten, Papillen, Zotten, Leisten, Ausbuchtungen und Divertikelbildungen der Darmschleimhaut eine Steigerung erfahren. Auch sie haben selbstverständlich ihre Stammesgeschichte und lassen sich zum Teil von ursprünglich nur in der Längsachse des Darmes verlaufenden Falten ableiten. Bei Petromyzonten, Selachiern und Dipnoërn erfährt eine solche Längsfalte eine besonders starke Entwickelung, sie nimmt eine Spiraldrehung an, springt weit ins Darmlumen vor und fällt somit unter denselben, soeben hervorgehobenen, physiologischen Gesichtspunkt. Schon in der Reihe der Ganoiden geht sie einer regressiven Metamorphose entgegen und kommt in der Reihe der rezenten Amphibien nicht mehr zur Entwickelung. Endlich gehören noch in dieselbe Kategorie die auf die Teleostier und Ganoiden sich beschränkenden Appendices pyloricae, sowie sämtliche Blinddarmbildungen des Enddarmes, deren erste schwache Spuren wir bei Reptilien nachzuweisen vermochten. Auch sie unterliegen, in Anpassung an die Nahrung, den allermannigfachsten Grösse- und Formschwankungen, so dass alle Mittelstufen von einem unscheinbaren kegelförmigen Anhängsel bis zu Schläuchen beobachtet werden, die an Länge selbst den Hauptdarm übertreffen können. Im allgemeinen besitzen herbivore Tiere längere Coeca, als carnivore, und so weist auch der Processus vermiformis der Primaten neben anderen Merkmalen (Gebiss) auf eine Zeit zurück, wo diese Tiere noch vorwiegend oder ausschliesslich Pflanzenfresser waren und als solche ein längeres Coecum besassen, als dies heute der Fall ist.

Kein Abschnitt des ganzen Tractus intestinalis trägt der für den Organismus notwendigen Verarbeitung der Nahrung durch die allerfeinste Anpassung nach Form und Grösse so sehr Rechnung, wie der Magen. Wir müssen ihm daher noch unsere ganz besondere Aufmerksamkeit zuwenden.

Während es bei den niedersten Fischen, wie dem Amphioxus und den Cyklostomen, sowie auch bei manchen Knorpelfischen, Dipnoërn und vielen Teleostiern noch zu keiner Differenzierung eines Magens im histologisch-physiologischen Sinne kommt, ist derselbe bei

Digitized by Google

Selachiern und Ganoiden gut ausgeprägt, ja viel besser, als bei den niedersten Amphibien, den Ichthyoden.

Er stellt einen, häufig aus zwei Schenkeln bestehenden, in der Körperlängsachse liegenden Sack dar. Von den ungeschwänzten Amphibien an nimmt er mehr oder weniger eine Querstellung an, richtet sich aber doch formell im allgemeinen nach der Konfiguration des Leibes und der grossen Körperhöhlen (Kröten und Chelonier im Gegensatz zu Schlangen, Amphisbänen und fusslosen Sauriern).

Infolge einer immer mehr zunehmenden Entwickelung in die Breite kann man an ihm (Säuger) eine Curvatura major und minor, sowie eine scharfe Abgrenzung gegen den Ösophagus (Pars cardiaca) einer-, sowie gegen den Anfang des Mitteldarmes (Pars pylorica) andererseits unterscheiden.

Harte oder überhaupt schwer zu bewältigende Nahrung führt bei Vögeln zu einer Differenzierung des Vorderdarmes in drei Abschnitte, die man als Kropf, Drüsen- und Muskelmagen bezeichnet. Nur die beiden ersten wirken chemisch, der letztere nur mechanisch.

Unter denselben Gesichtspunkt fallen jene komplizierten Magenbildungen, wie sie uns bei gewissen Säugern, wie vor allem bei Wiederkäuern, Cetaceen und Huftieren, begegnen. Hier ist es, im Interesse einer möglichst langen Retention des Speisebreies im Magen, zu einer mehro der weniger fortgeschrittenen Abkammerung des Organes in mehrere Abschnitte gekommen. Im Gegensatz zu dieser hohen Differenzierung vermissen wir bei Monotremen und zum Teil auch bei Edentaten einen echten Magen im physiologischen Sinne, eine Tatsache, die als eine regressive Erscheinung zu deuten ist.

Der Enddarm, der bei allen unter den Säugern stehenden Wirbeltieren eine nur unbedeutende Länge besitzt und hier seinen Namen Rektum mit Recht führt, erfährt da und dort, wie namentlich bei Amphibien, eine ausserordentlich starke, sackartige Aufblähung. Erst bei Säugern gewinnt er eine längere Ausdehnung, bildet mehr oder weniger Windungen und zeichnet sich dem Mitteldarm gegenüber in der Regel durch grössere Weite aus. Nur sein hinterstes Ende entspricht dem „Rektum" der übrigen Vertebraten, während der ganze, weiter nach vorne gelegene Abschnitt als ein neuer, erst in der Reihe der Säugetiere gemachter Erwerb aufzufassen ist.

In histologischer Beziehung kann man an dem Darm sämtlicher Wirbeltiere von aussen nach innen eine seröse Aussenschicht (Bauchfell), eine doppelte, d. h. eine longitudinale und zirkuläre Muskellage, eine aus adenoidem Gewebe bestehende Submukosa und eine Mukosa unterscheiden. Dazu kommen noch zahlreiche Gefässe und Nerven. Was zunächst die Mukosa betrifft, so haben wir sie uns in ihrer ursprünglichsten Form als aus einem flimmernden Zylinderepithelium bestehend zu denken, das sich, wenn auch oft nur in schwachen Spuren, bis zu den Säugetieren hinauf fortvererbt. Immerhin aber macht es bei weitaus der grössten Mehrzahl der Vertebraten in postfetaler Zeit einem gewöhnlichen Zylinderepithelium Platz. Der Amphioxus-, Ammocoetes- und Protopterus-Darm bewahren das Flimmerkleid in ihrer ganzen Ausdehnung. Bei allen Wirbeltieren aber geht das Darmepithel an den beiden Ostien, am Mund und After, in das Epithel des äusseren Integumentes über.

Die von der Schleimhaut aus sich entwickelnden zahlreichen Drüsen

Digitized by Google

sind im allgemeinen von tubulösem Charakter und zeigen im Magen hinsichtlich ihrer eigenartigen Zellformen eine besonders reiche Differenzierung, die in der Reihe der Säugetiere zur Bildung von Fundus-, Pylorus- und Kardiadrüsen führt.

Die blutreiche Submukosa wird von Lymphbahnen (Chylusgefässen), sowie von zahlreichen, häufig zu grösseren oder kleineren Nestern vereinigten Lymphkörperchen durchsetzt (solitäre Follikel, Peyer'sche Plaques).

Die der Leibesform sich stets genau anpassende, durch das Bauchfell an die Leibeswand befestigte Leber kommt jedem Wirbeltier zu und zeigt ausserordentlich viele Variationen nach Zahl und Gestalt der Lappen. Die beiden Extreme bilden hierin die die zweilappige Urform beibehaltenden Cyklostomen einer-, sowie gewisse Gymnophionen andererseits. Die Entstehung des Organs ist, wie wir oben schon gesehen haben, konstant an den Anfang des Mitteldarmes geknüpft, die späteren, in den Ductus hepato-enterici sich aussprechenden Beziehungen beider sind jedoch mannigfachen, auf Gruppierung und Zahl der Gallenausführungsgänge beruhenden Schwankungen unterworfen. Nicht minder bedeutend sind die die Form, Grösse, An- oder Abwesenheit einer Gallenblase betreffenden Variationen.

Die Leber der Anamnia (Ganoiden und Ichthyoden z. B.) ist im allgemeinen relativ voluminöser als diejenige der Amnioten. Carnivore Tiere besitzen in der Regel eine grössere Leber als herbivore.

Von dem ursprünglich zweilappigen, nach tubulösem Typus gebauten Organ führt je eine phylogenetische Entwickelungsreihe einerseits zu den Amphibien und Sauropsiden, andererseits zu den Säugetieren. Der Anstoss zu den Abweichungen von jenem primitiven Verhalten liegt in dem spezifischen Verhalten der Lebergefässe.

Das stets mit dem Anfang des Mitteldarmes in Verbindung stehende Pankreas, welchem wahrscheinlich hinsichtlich seiner phylogenetischen Entwickelung zwei ganz verschiedene Drüsen zugrunde liegen, kommt sämtlichen Vertebraten zu. Es unterliegt mehrfachen Schwankungen nach Anlage (ventrales, dorsales Pankreas), Grösse und Form und ist entweder nur einfach bandförmig oder mehrfach gelappt. Häufig verbindet sich sein Ausführungsgang mit dem Ductus hepato-entericus der Leber, oder es existieren mehrfache, selbständige Ausführungsgänge in den Mitteldarm.

G. Atmungsorgane.

Die Atmungsorgane der Wirbeltiere sind in topographischer, sowie in genetischer Beziehung aufs engste an die vordere Partie des Darmrohres geknüpft und zerfallen in **Kiemen** und **Lungen.** In gewissen Fällen, die aber stets als sekundäre Erscheinungen zu betrachten sind, können sich auch die Schwimmblase, sowie die Mund- und Rachenschleimhaut am Atmungsgeschäft beteiligen.

Ausser jenen drei Möglichkeiten besteht auch eine Hautatmung, die z. B. bei Amphibien eine grosse Rolle spielt. Auch der Darmkanal kann am Atmungsgeschäft partizipieren, wie z. B. bei gewissen zur Familie der Welse gehörigen Fischen (Callichthys, Hypostomos und Doras).

Digitized by Google

Die Kiemen, als die phyletisch älteren Organe, sind auf die Wasseratmung berechnet und liegen im Bereiche des primären Kopfdarmes, resp. der Viszeral- oder Kiemenbögen. Die Lungen stellen paarige, sackförmige Ausstülpungen des primären Vorderdarmes dar, welche in den Leibesraum zu liegen kommen und der Luftatmung dienen.

Beide Apparate können sich bei einem und demselben Tier nebeneinander entwickeln, allein sie treten gewöhnlich nicht gleichzeitig in Funktion und schliessen sich in physiologischer Beziehung gegenseitig geradezu aus. Das Ausschlaggebende hierbei sind die Zirkulationsverhältnisse, indem nur dort eine Respiration denkbar ist, wo venöse Blutbahnen mit dem umgebenden Medium (Wasser, Luft) derart in Kontakt treten, dass Kohlensäure abgegeben, Sauerstoff aufgenommen und mittelst eines arteriellen Blutstromes dem Körper zugeführt werden kann.

Solange diese Bedingungen für eine Oxydation des Blutes nicht erfüllt sind, solange kann man auch nicht von einem Atmungsorgan reden. Dies gilt z. B. für die sogenannte **Schwimmblase** der Fische, welche, obgleich sie auch, wie die Lunge, als Ausstülpung aus dem Vorderdarm entsteht, doch in der Regel (über die Ausnahmen s. später) nicht jene Kreislaufsverhältnisse aufweist. Sie erhält vielmehr nur arterielles Blut aus der Aorta und gibt venöses Blut an die Venae cardinales, die Lebervene oder an die Pfortader wieder ab; folglich ist sie nur in morphologischem, in der Regel aber nicht in physiologischem Sinne mit einer Lunge zu vergleichen.

I. Kiemen.

Die Kiemenanlagen stellen, wie schon zu wiederholten Malen hervorgehoben worden ist, eine Reihe hintereinander liegender, bilateral angeordneter Ausstülpungen des primitiven Vorderdarmes vor, welche im Laufe der Entwickelung durch die äussere Haut durchbrechen. So ist ein Durchgangsweg für das durch den Mund einströmende Wasser geschaffen, und um den an dasselbe gebundenen Sauerstoff in möglichst ausgiebiger Weise zu absorbieren, macht sich im Bereich jener Öffnungen das Bestreben geltend, blätterige, quasten- oder fadenartige, reich vaskularisierte Fortsätze, d. h. Kiemen, zu entwickeln. Jene zerfallen je nach ihrer Lage in innere und äussere.

Während nun die Fische zeitlebens funktionierende Kiemen besitzen, gilt dies nur für einen kleinen Teil der Amphibien, nämlich für die Ichthyoden s. Perennibranchiaten; alle übrigen durchlaufen nur in ihrer Jugend ein Kiemenstadium und werden später lungenatmend, so dass man aus dem Studium dieser einen Tiergruppe ein vortreffliches Bild der phyletischen Entwickelung gewinnt, welche sämtliche höhere Vertebraten einst durchlaufen haben müssen.

Mit der Gruppe der Amphibien, wo sich, wie bei Teleostiern, noch sechs Schlundtaschen anlegen, schliesst das Auftreten von funktionierenden Kiemen ein für allemal ab. Welch mächtigen Faktor aber die Kiemenatmung in der Organisation des Tierkörpers darstellt, und wie sie sich in Zeiträumen von ungemessener Dauer

Digitized by Google

darin befestigt hat, beweist der Umstand, dass sie bis zu den höchsten Tierformen, den Säugern hinauf, im Auftreten von Kiementaschen, beziehungsweise -Furchen und -Bögen, sowie in einer bestimmten Anordnung des Gefässsystems ihren morphologischen Ausdruck findet. Somit können wir mit vollster Sicherheit den Satz aussprechen, dass auch die Amnioten in ihrer Stammesgeschichte ein Stadium durchlaufen haben müssen, in welchen sie einmal kiemenatmend waren[1]).

Auf den Funktionswechsel, dem das Kiemenskelett nach Ablauf jener Periode teilweise unterlag, habe ich schon früher, im Kapitel über das Kopfskelett und das Gehörorgan, hingewiesen und will hier nur noch betonen, dass sich phylogenetisch und ontogenetisch eine in der Richtung gegen den Kopf fortschreitende Reduktion der Kiemen-Spalten-Bogen und -Gefässe bemerklich macht.

Fische.

Bei **Amphioxus** wird die Kiemenhöhle durch eine Schleimhautfalte „Velum", in welcher sich ein Muskel entwickelt, von der Mundhöhle abgeschlossen. Die Respirationskammer erstreckt sich, von zahlreichen elastischen, unter der Herrschaft von Muskeln stehenden Stäben von kutikularer Natur gestützt, fast bis zur Mitte des Körpers nach rückwärts. In einer gewissen Entwickelungsperiode münden die Kiemenspalten frei nach aussen, später aber werden sie von zwei seitlichen Hautfalten überwachsen, wodurch ein sogenannter Peribranchialraum gebildet wird. Die Zahl der Kiemenspalten beläuft sich bei Amphioxus auf 80—100 und mehr. Von hier aus wird das ausgeatmete Wasser weiter nach hinten geführt, und aus einer hinter der Körpermitte gelegenen Öffnung, dem sogenannten Porus abdominalis, oder, wie er richtiger heissen würde: Porus branchialis, entleert.

Diese, auf uralte Verhältnisse zurückweisende, auf einen sehr grossen Abschnitt des Körpers sich erstreckende Ausdehnung des Kiemenapparates erfährt schon bei den **Cyklostomen** eine bedeutende Einschränkung.

Wir haben zunächst den Ammocoetes ins Auge zu fassen.

Hier liegt der Ösophagus in direkter Rückwärtsverlängerung der Kiemenhöhle (Fig. 283 *A*), und am Eingang zur letzteren befindet sich, ähnlich wie bei Amphioxus, eine muskulöse Schleimhautfalte (Fig. 284 *V*), das sogenannte Velum oder Mundsegel[2]).

[1]) Bei Sauriern legen sich in der Regel in embryonaler Zeit noch fünf bis sechs, bei Vögeln und Säugern noch fünf Kiementaschen an, in vielen Fällen jedoch bricht nur noch ein Teil von ihnen nach aussen durch oder unterbleibt der Durchbruch gänzlich (viele Säuger). Stets erfolgt die Schlundtaschen-Anlage vom Entoderm aus, während sich das Ektoderm anfangs ganz passiv verhält und (eventuell) erst sekundär von der anwuchernden Entoderm-Falte erreicht wird. Während also die Kiementaschen der Ichthyoden einerseits eine Doppelfunktion zu erfüllen hatten, d. h. während sie einerseits zu Respirationsorganen sich gestalteten und andererseits die Thymus-Anlage von ihnen ausging, ist bei den Amnioten letztere Aufgabe allein übrig geblieben. Auf diesen Punkt hat C. Peter mit Recht hingewiesen. (Über die postbranchialen Körper vergl. die Thymus.)

[2]) Das Velum von Amphioxus und von Ammocoetes, sowie die embryonale „Rachenhaut" der anderen Cranioten sind als homologe Bildungen zu betrachten.

Digitized by Google

Die bei Ammocoetes vorhandenen sieben, mit blattartigen Schleimhautflächen besetzten Kiemenspalten persistieren auch bei Petromyzon, allein hier wird der Kiemenkorb nach hinten blindsackartig abgeschlossen, während das Darmrohr, unter Herausbildung eines Saugmaules, nach vorne auswächst. Infolgedessen gerät man vom Munddarm aus in zwei Hohlräume, einen ventral liegenden Kiemensack und einen dorsal liegenden Ösophagus (Fig. 283 *B*).

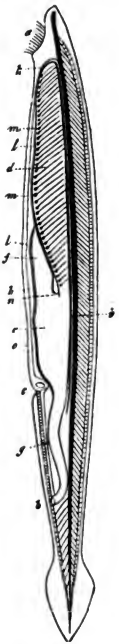


Fig. 282.

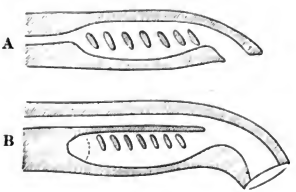


Fig. 283.

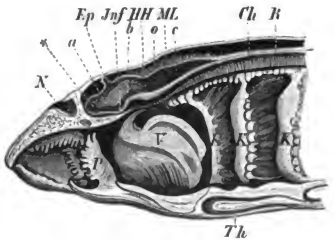


Fig. 284.

Fig. 282. Amphioxus lanceolatus, $2^1/_2$mal vergrössert. Aus Gegenbaur, nach Quatrefages. *a* Mundöffnung von Cirrhen umgeben, *b* Afteröffnung, *c* Branchialporus, *d* Kiemensack, *e* magenartiger Abschnitt des Darmes, *f* Blindsack, *g* Enddarm, *h* allgemeine Leibeshöhle, *i* Chorda dorsalis, darunter die Aorta, *k* Aortenbogen, *l* Aortenherz, *m* Anschwellung der Kiemenarterien, *n* Hohlvenenherz, *o* Pfortaderherz.

Fig. 283. Längsschnitt durch den Kopf von Ammocoetes (A) und Petromyzon (B). Schema.

Fig. 284. Längsschnitt durch den Kopf von Ammocoetes. *b, c* Hirnhöhle, *Ch* Chorda dorsalis, *Ep* Epiphyse, *HH* Hinterhirn, *Jnf* Infundibulum, *K K K* die drei vordersten Kiemen, *ML* Medulla oblongata, *N* Nasensack, *o* Subduralraum, *P* Papillen, der Schleimhaut, *R* Rückenmark, *Th* Gl. thyreoidea (Hypobranchialrinne), *V* Velum, * Eingang in den Lobus olfactorius von der Höhle (*a*) des Vorderhirns aus.

Dasselbe gilt auch für die Öffnung des Velum, welche aus der Mund- in die Rachenhöhle führt.

Digitized by Google

Während nun bei Petromyzonten und Bdellostoma[1]) die einzelnen Kiemengänge frei nach aussen münden, ist dies bei Myxine nicht der Fall; hier ist vielmehr, in Anpassung an die parasitäre Lebensweise, insofern eine Modifikation jenes ursprünglichen Verhaltens eingetreten, als die äusseren Kiemengänge zu

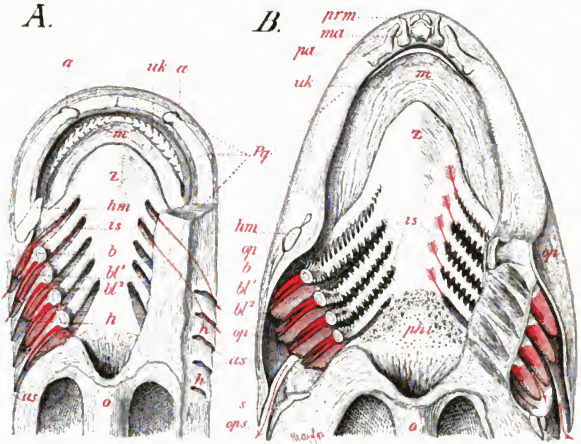


Fig. 285. Schnitt durch den Kopf eines Haifisches (Zygaena malleus) (A) und eines Teleostiers (Gadus aeglefinus) (B) zur Demonstration des Kiemenapparates. In beiden Figuren, auf welchen der Mundhöhlenboden sichtbar ist, sind die Viszeralbogen der linken Seite horizontal durchgeschnitten. (Nach R. Hertwig.) *as* äussere Kiemenöffnungen, *bl*¹ vordere und *bl*² hintere Halbkieme einer Kiementasche, *h* Kiemenseptum, *hm* Hyomandibulare, *is* innere Kiemenöffnungen, *m* Mundhöhle, *ma* Maxilla, *o* Ösophagus, *op* Kiemendeckel, *ops* Öffnung des Kiemendeckels, *pa* Palatinum, *phi* unterer Schlundknochen, (*os* pharyngeum), *Pq* Palatoquadratum und *a* seine Verbindung vorne am Schädel, *prm* Zwischenkiefer, *s* Schultergürtel, *uk* Unterkiefer, *Z* Zunge.

langen Röhren ausgewachsen sind, welche jederseits zu einem gemeinsamen, langen Gange zusammenfliessen. Dieser mündet weit hinten vom Kiemenapparat an der Bauchseite des Tieres aus.

[1]) Bdellostoma besitzt in der Regel 6—7 Kiemensäcke, und nach rückwärts von diesen öffnet sich linkerseits ein Ductus oesophageo-cutaneus direkt in den Pharynx, wie dies auch bei Myxine der Fall ist. Bdellostoma bischoffi und B. stouti haben 11—12, Bdellostoma polytrema bis zu 14 Kiementaschen. Bei Cyklostomen soll die ganze Auskleidung der Kiemenspalten bis zur äusseren Öffnung entodermalen Ursprungs sein (Moroff).

Bezüglich der feineren Strukturverhältnisse der Kiemen, bezw. der Kiemengefässe und der in ihrem Bereich sich findenden eigenartigen lymphoiden Organe bei Petromyzonten verweise ich auf die Arbeit von E. Giacomini. Ebendaselbst findet sich auch eine Diskussion der Frage nach der Existenz einer Thymus bei den Petromyzonten.

Digitized by Google

Die ursprüngliche Kiementaschenzahl der Cranioten zu bestimmen, ist bis jetzt nicht möglich, allein es darf wohl angenommen werden, dass sowohl nach vorne als auch nach hinten von den heutzutage auftretenden Kiemen früher noch weitere lagen. Deshalb dürfte die auf Grund der Verhältnisse von Ammocoetes und Heptanchus, wo sich acht Kiemen nachweisen, bezw. erschliessen lassen, angenommene Maximalzahl acht zu niedrig gegriffen sein. Andererseits können aber auch die Verhältnisse von Amphioxus und Bdellostoma polytrema nicht ohne weiteres zugrunde gelegt werden, da hier eine sekundäre Vermehrung nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann.

Bei den Embryonen der Selachier, sowie bei einer beschränkten Zahl von Teleostiern (Gymnarchus und Heterotis niloticus) finden sich „äussere", sehr lange, fadenartige Kiemen, welche sich in Form blutroter gefässeführender Büschel dem Rumpfe entlang weit nach hinten erstrecken (vergl. Fig. 287, **A**). Auch bei Polypterus und Calamoichthys treten äussere Kiemen auf, allein sie sind wohl mit den oben erwähnten fadenartigen Kiemen nicht zu parallelisieren und unterscheiden sich auch schon durch ihren, an einen Federbart erinnernden Bau sehr bedeutend von denselben (vergl. Fig. 288, **A**, **a**). Alle jene „äusseren" Kiemen sind entodermalen Ursprungs und haben mit dem Integument nichts zu schaffen.

Was nun das Verhalten der Kiemen bei erwachsenen **Selachiern** betrifft, so treten sie hier in engere Beziehungen zu den Viszeralbögen, d. h. sie sitzen der konvexen Seite derselben in Gestalt von dicht gedrängten, kammartig angeordneten Blättern unmittelbar auf (Fig. 285). Dabei sind sie auf beiden Seiten der die einzelnen Kiementaschen voneinander trennenden Septa derart befestigt, dass jedes Septum je eine halbe Kieme an seiner vorderen und hinteren Seite trägt. So besteht also die ganze Kieme je aus einem Kiemenbogen plus der hinteren Halbkieme der vorderen und der vorderen Halbkieme der nächst hinteren Kiementasche. Die Kiementaschen[1]), welche, wie dies auch für erwachsene Ganoiden und Teleostier gilt, eine ektodermale Auskleidung besitzen, sind meist in der Fünfzahl vorhanden. Sie münden mit getrennten Öffnungen nach aussen, und nach vorne von ihnen, zwischen dem Unterkiefer- und Zungenbeinbogen, liegt in der Regel das, eine rudimentäre Kiemenspalte darstellende Spritzloch (Spiraculum). Bei den Holocephalen ist letzteres reduziert. Es existieren hier nur drei Vollkiemen, wozu noch je eine Halbkieme am Zungenbein- und vierten Branchialbogen kommt. Ferner tritt ein die äusseren Kiemenlöcher überlagernder, membranöser Kiemendeckel auf, in welchen sich vom Hyoidbogen Knorpelstrahlen hineinentwickeln und

---

[1]) Hexanchus und Chlamydoselache besitzen, abgesehen vom Spritzlochkanal, sechs, Heptanchus sieben, die übrigen Selachier in der Regel fünf Kiementaschen.

So muss man für die Mehrzahl der Selachier eine in der Richtung von hinten nach vorne fortschreitende Reduktion der Kiementaschen annehmen, ein Punkt, auf welchen ich schon bei der Schilderung des Viszeralskelettes hingewiesen habe. Dabei ist aber nicht zu vergessen, dass es sich auch im vorderen Kiemenbezirk um Rückbildungen handelt (Spritzloch).

Digitized by Google

unter dessen hinterer Zirkumferenz eine schlitzartige Öffnung sich befindet. Spuren einer ähnlichen Einrichtung begegnet man auch bei Chlamydoselache.

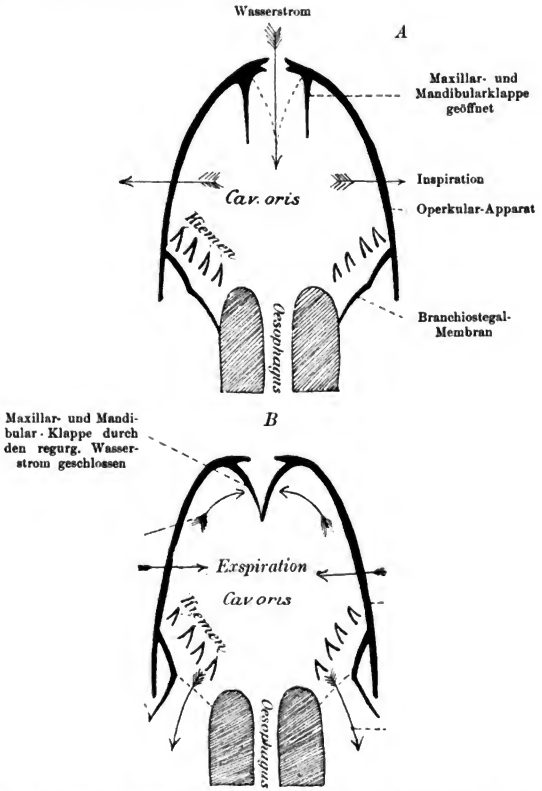


Fig. 286 A und B. Mechanismus der Teleostier-Atmung, schematisch dargestellt nach Dahlgren. A Inspirations-, B Exspirations-Phase. Bei beiden Figuren ist der vordere (Mund-) Teil senkrecht, der hintere (Kiemen-) Teil horizontal geschnitten zu denken. Die Pfeile in der Mund- und Kiemengegend deuten die Wasserpressungen, diejenigen, welche quer durch die Aussenwände des Cavum oris gelegt sind, die Ausdehnung, resp. Zusammenziehung des Operkularapparates an. Über alles weitere vergl. den Text, sowie die den Figuren eingefügte Bezeichnung.

Digitized by Google

Bei **Ganoiden** und **Teleostiern** gibt es keine abgekammerten Kiementaschen mehr. Die kiementragenden Septa sind stark reduziert, so dass die Spitzen der Kiemenblättchen frei liegen.

Man gerät also durch die inneren (pharyngealen) Kiemenspalten, nach aussen vordringend, jenseits der Kiemenblättchen in eine gemeinsame Branchialhöhle, welche von dem Kiemendeckel und von der Branchiostegalmembran (vergl. das Kopfskelett) derart überlagert wird, dass nur eine einzige Ausgangsöffnung für die Kiemenhöhle übrig bleibt (Fig. 285 B).

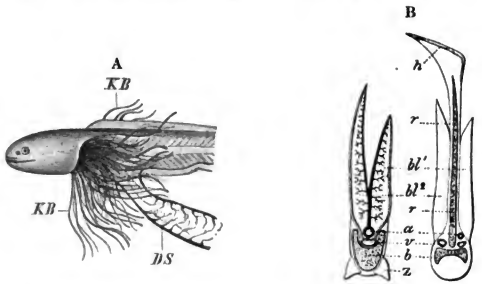


Fig. 287 A. Äussere Kiemen einer Gymnarchus niloticus-Larve, vier Tage nach dem Ausschlüpfen. Nach J. S. Budgett. *DS* Dottersack, *KB* Kiemenbüschel.

Fig. 287 B. Querschnitt durch eine Vollkieme von Zygaena (rechts) und von Gadus (links). Schwach vergrössert. Nach R. Hertwig. *a* und *v* zu- und abführendes Kiemengefäss, *b* Kiemenbogen, *bl*¹ und *bl*² hintere und vordere Halbkieme, *h* Septum, *r* knorpeliger Kiemenstrahl, *z* Kiemenstrahlen.

In der Regel haben die **Teleostier**[1]) nur vier bis fünf kiementragende, auf den Hyoidbogen folgende Viszeralbögen, und dasselbe gilt auch für alle Ganoiden.

Der Mechanismus der Atmung spielt sich bei Teleostiern in folgender Weise ab:

Unter Abhebung des Operkularapparates und gleichzeitiger entgegengesetzter Bewegung der Branchiostegal-Membran geschieht die Erweiterung der Mundhöhle, wobei die Maxillar- und Mandibular-Klappen, wie die Flügel einer Klapptüre, durch den Wasserstrom auseinander gehen (Inspiration).

Dann kommt es unter Zusammenziehung des Operkularapparates zur Verengerung der Mundhöhle; das nach vorne regurgitierende Wasser schliesst die Maxillar- und Mandibularklappe und strömt durch die gleichzeitig sich abhebende Branchiostegalmembran, die also gleichfalls klappenartig funktioniert, ab (Fig. 286).

Die Maxillarklappe hängt als querstehende, aus elastischen und zahlreichen glatten Muskelelementen sich aufbauende Schleimhaut-

[1]) Bei Teleostiern kommt zuweilen eine Reduktion auf drei, ja sogar auf zwei kiementragende Viszeralbögen vor.

Digitized by Google

falte vom Dache der Mundhöhle herab, die histologisch gleich gebaute Mandibularklappe erhebt sich vom Boden der Mundhöhle.

Der Mechanismus der Maxillo-Mandibular- und Branchiostegalklappen entspricht ganz demjenigen der Herzklappen. Der Wasserstrom steht also unter der Herrschaft der wie eine Pumpe gebauten und funktionierenden Mundhöhle (Dahlgren)[1].

Ein Spritzloch besitzen folgende Ganoiden: Acipenser, Polyodon und Polypterus; bei vielen Selachiern und Knorpelganoiden existiert an der Vorderwand desselben noch eine rudimentäre Kieme „Spritzlochkieme“ oder „Pseudobranchie“, und eine ähnliche Bildung kann an der unteren und inneren Fläche des Kiemendeckels vorhanden sein („Kiemendeckelkieme“).

Bei manchen Teleostiern, zumal bei Schlammbewohnern (manche Siluroiden, Clupeiden, Labyrinthobranchia und Characiniden), entwickeln sich im hinteren Bereich der Kiemenhöhle, unter den mannigfachsten Modifikationen des Kiemenskelettes, gewisse Apparate (sackförmige Ausstülpungen, Blätter- und Maschenwerke, Wundernetzbildungen, Fettgewebe etc.) zur Aufnahme von Wasser und Luft. Diese Einrichtungen gestatten, als accessorische Atmungsorgane fungierend, den betreffenden Fischen wenigstens vorübergehend ein amphibienartiges Leben, d. h. eine temporäre Luftatmung. Ihre Blutversorgung geschieht vom Kiemenkreislauf aus. Genaueres hierüber findet man in meinem Lehrbuch d. vgl. Anatomie.

Dipnoër.

Protopterus und Lepidosiren atmen während ihres Aufenthaltes im Wasser mit Kiemen, doch bedienen sie sich, indem sie, namentlich bei zeitweiser Verschlechterung des Wassers, an die Oberfläche kommen, nicht selten auch der Lungen. Der im Sommerschlaf befindliche Protopterus atmet ausschliesslich mit Lungen. Was den Kiemenapparat betrifft, so erregt er deswegen unsere ganz besondere Aufmerksamkeit, weil bei Lepidosiren paradoxa während der Larvenperiode, sowie bei Protopterus dauernd, neben den auf den Viszeralbögen sitzenden inneren Kiemen, welche sich, wie bei Fischen, als entodermale Bildungen entwickeln, auch noch „äussere“ vorkommen (vergl. das Kopfskelett, sowie Fig. 288, **A, a**). Diese liegen bei jungen Protopterus-Larven in serialer, kopf-schwanzwärts gerichteter Anordnung zu vieren an der obersten Grenze des Dottersackes, und zwar oberhalb des späteren Schulterbogens, bald jedoch gehen sie eine Lageveränderung ein, und zwar derart, dass sie jetzt nicht mehr hinter-, sondern übereinander zu liegen kommen. Endlich bildet sich die unterste, am meisten ventral liegende Kieme vollkommen zurück, während die drei oberen Kiemen, welche Gefässe aus dem II., III. und IV. Aortenbogen

[1] Bei Petromyzon geschieht die Inspiration und Exspiration durch die Kiemenlöcher, mag das Tier festgesogen sein oder nicht. Nur selten tritt ein Strom Wasser durch den Mund aus und ein. Die Nase zieht ebenfalls bei jeder Inspiration einen Strom Wasser ein und stösst ihn mit der Exspiration aus. Grosse Exemplare von P. marinus spritzen das Wasser 5 cm weit. Ammocoetes zeigt denselben Atmungsmechanismus wie die übrigen Fische.

Digitized by Google

führen, persistieren, nachdem sie allerdings zuvor eine starke Reduktion erlitten hatten.

Ähnlich, wie bei Ganoiden und Teleostiern, findet sich auch bei Dipnoërn nur eine einzige, von einem (allerdings rudimentären) Kiemendeckel überlagerte, äussere Öffnung.

Bei Ceratodusembryonen legen sich sechs Kiementaschen an, allein die vorderste (hyomandibulare) kommt nie zum Durchbruch.

Die Kiemen des jungen Ceratodus sind sowohl nach Bau als nach Anordnung typische Amphibienkiemen, und die Kiemenfäden sind vom Ektoderm überzogen. In den Jugendstadien existieren wirkliche Larvenkiemen. Die Pseudokieme am Hyoid ist beim

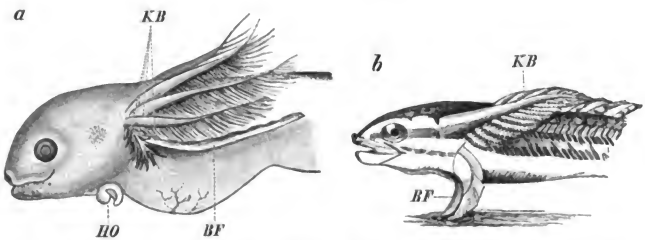


Fig. 288 A. *a* Protopterus annectens, Larve vom 17. Tag, *b* Polypterus lapradei Stein. Larve von 1¼ engl. Zoll Länge, etwa viermal vergrössert. Von den Figuren, welche beide nach J. S. Budgett gezeichnet sind, ist nur die Kopf- und vordere Rumpfpartie dargestellt. *BF* Brustflosse, *HO* Haftorgan, *KB* Kiemenbüschel, welche bei Polypterus federbartartig dem Hyoid aufsitzen.

jungen Tiere noch nicht zu bemerken, sie tritt erst später auf (Kellicott).

Bei Protopterus trägt der I. und II. Branchialbogen gar keine Kiemen, der III. und IV. dagegen besitzt solche auf der Vorder- und Hinterseite, der fünfte auf der Vorderseite (Halbkieme). Bei der Larve findet sich noch die Spur eines Spritzloches. Über die beim männlichen Protopterus während der Fortpflanzungszeit auftretende, wahrscheinlich im Sinne eines accessorischen Kiemenapparates zu deutende Umbildung der hinteren Extremität vergleiche man das Kapitel über die Beziehung zwischen Mutter und Frucht.

Amphibien.

Bei **Urodelenlarven** und **Ichthyoden**, wo sich in der Regel noch fünf Kiementaschen anlegen, von denen aber die hinterste und die vorderste (Hyomandibular- oder Spirakularspalte) nicht mehr zum Durchbruch gelangen, handelt es sich um drei übereinander liegende, von oben nach unten an Grösse abnehmende, frei über die äussere Haut hervorragende, bindegewebige, durch keinen Knor-

Digitized by Google

pel gestützte Kiemenbüschel[1]). Diese ektodermalen Kiemenbildungen (Hautkiemen) haben mit den Vorderdarmkiemen der Fische nichts zu schaffen, sondern stellen selbständig erworbene, d. h. neue Bildungen dar, welche mit dem Kiemenapparat der

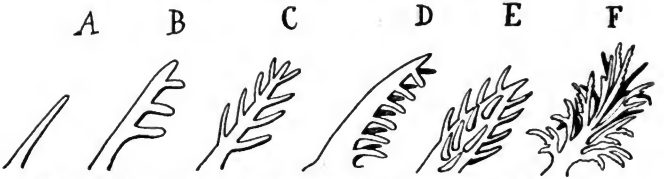


Fig. 288 B. Entwickelung (phylogenetisch und z. T. ontogenetisch) der Amphibienkieme. Zum grössten Teil nach P. Clemens. A Primitive, stabförmige, unverzweigte Ausgangsform, ontogenetisch noch bei allen Kiemen angedeutet und bei gewissen Anuren persistierend (z. B. bei Dactylethra). B—E Verzweigte Kiemen. B Äste, nur auf einer Seite ansitzend (Geweihform der Anuren-Kieme). C Äste auf beiden Seiten ansitzend (Federform der Derotremen- und ursprünglichen Gymnophionenkieme. Ontogenetische Stufe der Salamandridenkieme). D Bildung eines keilförmigen, unverzweigten Kiemenkörpers, an dessen unteren Kanten, ursprünglich je in einer Reihe, sich die Kiemenfäden ansetzen (Entwickelungsstufe der meisten Urodelen). E Blattförmiger Kiemenkörper (unverzweigt). Die Kiemenfäden vermehren sich, werden vierreihig und besetzen nun nicht nur die Kanten, sondern auch die Flächen des Kiemenkörpers (Axolotl, Menobranchus). F Kiemenkörper verzweigt (Proteus, Sireu lacertina).

Fische nicht in direkte Verbindung gebracht werden können. Sie entstehen seitlich, dicht hinter dem Kopf vom Ektoderm her, in Form kleiner, epithelbekleideter Höckerchen, welche bald zu Stäbchen mit einer Gefässschlinge im Innern auswachsen. An jedem sprossenden Kiemenstäbchen unterscheidet man bei der weiteren Entwickelung

[1]) Beim Axolotl und den Salamandridenlarven existieren vier, bei Siren drei, bei Menobranchus und Proteus nur zwei innere, die Schlundwand durchbohrende Kiemenspalten. Jene zeigen also ein primitiveres, diese dagegen ein reduzierteres Verhalten, und im Hinblick darauf erscheint die Behauptnug von Boas, dass Siren, Menobranchus und Proteus als in eigenartiger Weise fortentwickelte Larvenformen zu betrachten seieu, sehr beachtenswert. Jene drei Perennibranchiaten sollen also von caudibranchiaten Urodelen abstammen, die einst eine Umwandlung besassen und erst später, in Anpassung an besondere Existenzbedingungen, zum ausschliesslichen Wasserleben zurückkehrten. Da es sich dabei also nm Formen handelt, welche den Larven der Salamandriden und von Siredon (Axolotl) parallelisiert werden müssen, so sind sie ebensowenig für die Stammesgeschichte zu verweuden, wie die letzteren, denn in der Phylogenese hat niemals eine entwickelte Form existiert, welche gleichzeitig Kiemenbogen mit Kiemenbüscheln und Kiemenplättchen, Lungen und penta- (resp. tetra- und tri-) daktyle Extremitäten besass. Die hohe Differenzierung der Banchmuskulatur der Perennibranchiaten ist schon für sich nur aus den Anforderungen des terrestrischen Lebens zu verstehen (Gegeubaur, Maurer, Drüner). Dazu kommt, dass ja bei den Dipnoërn bereits zur Atmung dienende Lungen existieren.

Bei allen kiemenatmenden Urodelen, bezw. Urodelenlarven, ist stets nur eine einzige, von einer wie ein Kiemendeckel angeordneten Hautfalte überlagerte Öffnung vorhanden. — Bei Derotremen schwinden die Kiemen vollständig; es erhält sich aber ein zwischen dem III. und IV. Bogen liegendes Kiemenloch. Vieles spricht dafür, dass die Urodelen von Formen abstammen, die zwischen Hyoidbogen und Schultergürtel mindestens 7. Kiemenbogen besassen (L. Drüner).

Bei Gymnophionen, so z. B. bei Hypogeophis, legt sich während der Ontogenese noch das Spritzloch an, persistiert eine ziemliche Zeit und verschwindet dann gänzlich.

Digitized by Google

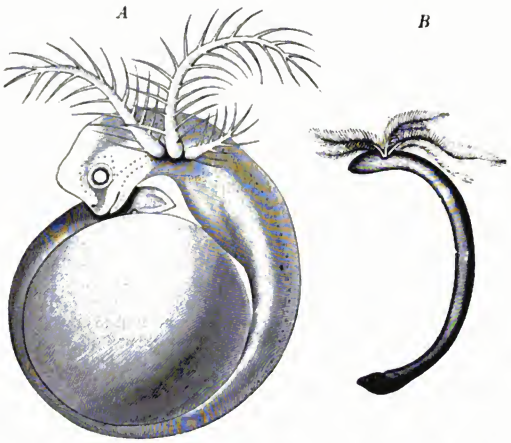


Fig. 289 A und B. Äussere Kiemen der Larve von Epicrium glutinosum. Nach Sarasin.

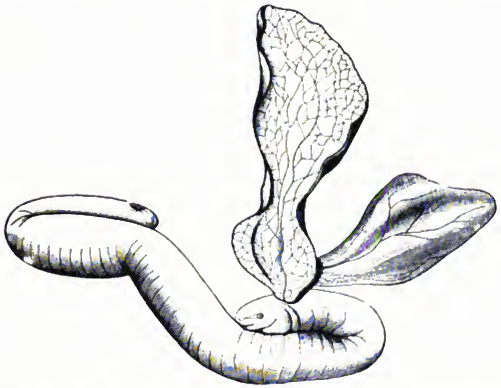


Fig. 290. Äussere Kiemen der Larve von Coecilia compressicauda. Nach Sarasin.

Digitized by Google

einen Hauptstrahl mit allmählich sich bildenden Asten oder Nebenzweigen. Bemerkenswert ist, dass hierbei die Anuren, die wahrscheinlich schon von den Ur-Amphibien her ererbten, primitiveren Verhältnisse bewahrt haben, während die Urodelen zu komplizierteren Bildungen fortgeschritten sind. Hier begegnet man bald mehr oder weniger reichlichen, blätter-, quasten- und fransenförmigen Bildungen, welche dem Hauptstrahl aufsitzen, oder es handelt sich um baumartige Verzweigungen, kurz, es existieren die mannigfaltigsten, von der einfachen, stabförmigen Urform sich weit entfernenden und auf eine stetige Vergrösserung der Respirationsfläche berechneten Einrichtungen[1]).

Die Kiemen stehen, den hintersten (äussersten) Enden der drei vordersten Kiemenbögen aufsitzend, wie bei Fischen, in der Regel unter der Herrschaft einer komplizierten Muskulatur (vergl. L. Drüner) und sind, im Interesse der stetigen Erneuerung des umgebenden Mediums, mit Flimmerepithel überzogen.

Die bei **Anuren** anfangs vorhandenen äusseren (ektodermalen) Kiemen schwinden schon nach kurzem Bestand und machen inneren, anders (baumförmig) gestalteten Kiemen Platz. Auch diese sollen einen ektodermalen Überzug erhalten, und jedenfalls haben sie mit den inneren Kiemen der Fische nichts zu schaffen.

Wie bei Salamanderlarven und beim Axolotl, so kann man auch im Jugendstadium der Anuren von einer Kiemendeckel-, oder Operkularfalte reden, welche jene äusseren Kiemen teilweise überwächst, während gleichzeitig die oben erwähnten inneren Kiemen an den Branchialbogen hervorsprossen. Nie kommt es aber dabei zu einem knorpeligen oder gar knöchernen Stützskelett derselben; es handelt sich vielmehr stets nur um Bindegewebe, welches von der äusseren Haut einen Überzug erhält[2]).

Später rückt dann die äussere Respirationsöffnung immer weiter ventralwärts, um hier, sei es in der Medianlinie (Bufo, Bombinator),

---

[1]) Die äusseren Kiemen der Amphibien können den allerverschiedensten Formänderungen unterliegen, wobei Anpassungserscheinungen eine grosse Rolle spielen. Eine ausserordentliche, auf 5—6 cm sich erstreckende Ausdehnung erreichen sie bei der Larve der viviparen Salamandra atra (vergl. das Kapitel über die Beziehungen von Mutter und Frucht). Von ähnlichem, ebenfalls gefiedertem Charakter erscheinen sie bei gewissen Gymnophionen, wie z. B. bei Epicrium glutinosum; bei anderen dagegen, wie bei Coecilia compressicanda, kommt es zur Entwickelung von zwei hinter dem Kopf hervorstehenden grossen Lappen, auf denen sich die Gefässe verzweigen und die wohl in ihrer natürlichen Lage den Körper der Larve mantelartig umhüllen (Fig. 289, 290).

[2]) Auch bei Anuren finden sich interessante Umgestaltungen der ursprünglichen Kiemenformen. So kommt es z. B. bei Notodelphys (Nototrema) zur Entwickelung von glockenförmigen, reich vaskularisierten Kiemen, welche durch einen hohlen Stiel mit den Kiemenbogen in Verbindung stehen, den in der Rückentasche des Muttertieres liegenden Embryo mantelartig umhüllen und zugleich auch mit der mütterlichen Haut in direkte Berührung treten. Ausser den eigentlichen, für die Respiration bestimmten Apparaten sehen wir bei gewissen Amphibien, resp. deren Larven auch noch andere Organe mit jener physiologischen Aufgabe betraut. So scheint bei dem Embryo des seine ganze Entwickelung im Ei durchlaufenden Hylodes martinicensis (Antillenfrosch) der dem Körper dicht anliegende breite Schwanz als Atmungsorgan zu fungieren. Bei Rana opisthodon (Bewohner der Salomons-Inseln), wo die ganze Entwickelung, wie bei Hylodes mart., ebenfalls im Ei abläuft, dienen etwa neun, auf beiden Seiten der Bauchhaut liegende, in Querreihen angeordnete Falten als Respirationsorgane.

Digitized by Google

oder sei es seitlich davon (Rana), mit derjenigen der anderen Seite zu konfluieren.

Abgesehen von den Perennibranchiaten (Ichthyoden) verschwinden bei den Amphibien die Kiemen nach der Metamorphose, und nur bei den Derotremen persistiert die Kiemenöffnung zwischen dem III. und IV. Branchialbogen. Bei den übrigen Amphibien wird sie von der Haut der Operkularfalte überwachsen, und damit ist der Anstoss zu veränderten Kreislaufverhältnissen gegeben, wie sie beim Blutgefäss-System zur Erörterung kommen werden.

II. Schwimmblase und Lungen.

1. Die Schwimmblase.

Schwimmblase und Lungen verfolgen, wie oben schon erwähnt, in ihrer ersten Anlage (als Derivate des Kopfdarmes) den gleichen Entwickelungsplan und weichen nur insofern voneinander ab, als die Lungen ausnahmslos aus der ventralen Seite des primären Vorderdarmes hervorwachsen, während dies bei der Schwimmblase nur ausnahmsweise der Fall ist (Polypterus, Calamoichthys)[1]).

Der Versuch, beide Organe miteinander in phylogenetische Verbindung zu bringen, hat zur Aufstellung einer ganzen Reihe von Hypothesen geführt, von welchen ich hier einige besprechen will.

Nach Sagemehl sollen sämtliche Schwimmblasen ursprünglich, genau so wie dies von Graham Kerr speziell für Polypterus nachgewiesen wurde, und wie dies auch für die erste Lungengenese gilt, eine rein ventrale mediane Anlage gehabt haben. Im Laufe der Phylogenese soll dann das Organ bei den Teleostiern um die linke, bei den Dipnoërn um die rechte Seite des Darmes dorsal gewandert sein.

Von Hoppe-Moser u. a. wurde auf die bei Teleostier-Embryonen sich vollziehende „Drehung" des Darmes um seine Achse und die daraus resultierenden Verschiebungen und Verlagerungen von Darm und Schwimmblase hingewiesen, woraus sich eine Verlagerung der Abgangsstelle des sogenannten Ductus pneumaticus zwischen Darm und Schwimmblase ergibt. Aus diesen Tatsachen lasse sich, so folgert Hoppe-Moser weiter, auch die Möglichkeit einer phylogenetischen Wanderung der Schwimmblase um den Darm, resp. des Darmes um die Schwimmblase, erschliessen, wenn auch über die ursprüngliche Lage und Richtung dieser Wanderung nichts gesagt werden könne. Ferner wird es sich fragen, ob die Wanderung als eine aktive oder passive zu betrachten ist. Immerhin besitzt die Hypothese, dass Schwimmblase und Lungen in direkten Beziehungen zueinander stehen und entweder direkt voneinander, oder doch von einer gemeinsamen Urform ableitbar seien, nach Hoppe-Moser u. a einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit.

Ob der vollständige Mangel einer Schwimmblase bei vielen Teleostiern als ein primäres oder als ein sekundäres Verhalten zu deuten ist, steht noch dahin, doch ist letzteres das Wahrscheinlichere.

[1]) Bei Erythrinen mündet die Schwimmblase lateral in den Schlund.

Digitized by Google

Wenn ich nun auch die Möglichkeit der Transformation einer Schwimmblase in eine Lunge im Laufe der Stammesgeschichte und somit die Einheitlichkeit beider Organe nicht ohne weiteres verwerfen will, so scheint mir doch dafür, so weit unsere Kenntnisse bis jetzt reichen, kein absolut zwingender Grund vorzuliegen. Man könnte es vielmehr in Anbetracht des gemeinschaftlichen Bildungsmaterials, bezw. des einheitlichen Mutterbodens beider Organe auch begreiflich finden, dass die Natur es fertig bringen konnte, in Anpassung an bestimmte physiologische Bedingungen, zweimal, an zwei verschiedenen Stellen den betreffenden Apparat hervorzubringen (Fig. 313). Von dem gleichen Gesichtspunkt aus ist auch, wie ich später zeigen werde, der dorsale Kehlkopf gewisser Ganoiden zu betrachten.

Erfolgt nun jene Ausstülpung des Kopfdarmes dorsalwärts, so führt dies zur Bildung einer Schwimmblase, erfolgt sie aber ventralwärts, so ist damit der Ausgangspunkt für eine Lunge im Sinne der luftatmenden Vertebraten gegeben, und aus diesem Grunde datiere ich die Stammesentwickelung einer solchen, von dem als „Schwimmblase" bezeichneten Organ des Polypterus an. Daran schliessen sich dann weiterhin die Verhältnisse der Dipnoër, Amphibien und Amnioten.

Als weitere Stütze dieser meiner Auffassung dient der von mir an Lepidosiren paradoxa gemachte Befund, wonach hier neben einem Larynx ventralis auch noch die Spuren eines Organes existieren, das wohl kaum anders, denn als ein früher vorhandener dorsaler (Schwimmblasen-) Larynx gedeutet werden kann. Kurz, ich betrachte die ventrale Lage der Lunge als die ursprüngliche und werde in dieser Annahme auch durch das Verhalten der Gefässverhältnisse des Polypterus und der Dipnoër bestärkt.

Die Abgangsstelle der Schwimmblase von der dorsalen Vorderdarmwand liegt bei verschiedenen Fischgruppen verschieden weit vorne oder hinten. Der Verbindungsgang (Ductus pneumaticus) kann, wie z. B. bei allen Ganoiden und vielen Teleostiern (Physostomen), zeitlebens offen bleiben, oder kann er, wie bei anderen Teleostiern (Aphysostomi oder Physoklisten) später obliterieren und zu einem bindegewebigen, soliden Strang degenerieren. Im letzteren Fall kommt keine von aussen eindringende Luft in Betracht, und man hat an eine, von der reich vaskularisierten Schwimmblasenwand selbst ausgehende Gasausscheidung zu denken[1]).

Die Schwimmblase besitzt eine ausserordentliche Anpassungsfähigkeit und Veränderlichkeit in allen ihren Teilen,

[1]) Die Schwimmblase zahlreicher Knochenfische (z. B. Fierasfer, Ophidium, Charax) ist an einer verhältnismässig kleinen Stelle der Bauchseite mit einer sogenannten Gasdrüse versehen. Bei Makropoden nimmt das Organ eine viel grössere Partie der Schwimmblase ein, ja es erstreckt sich fast über die ganze innere Oberfläche derselben und besteht aus einem zylindrischen Drüsenepithel, das sich in reich vaskularisierte Tubuli verlängert. Am mächtigsten ist die Drüse an der Bauchseite der Schwimmblase entwickelt und steht hier mit dem darunter liegenden „organo vascolare anteriore" (Emery), d. h. mit einem ansehnlichen, aus einem arteriellen und venösen Wundernetz bestehenden Gefässpolster in inniger Verbindung. Die Aufgabe des Organs scheint hauptsächlich in der Absonderung eines gasförmigen Sekretes zu bestehen. Bezüglich der feineren Strukturverhältnisse verweise ich auf die Arbeit von K. Reis und J. Nusbaum, woselbst auch die einschlägige Literatur berücksichtigt ist.

Digitized by Google

sowie in den Beziehungen zu ihrer Umgebung, zum Darm, zum Gefässapparat und zum Skelett. Sie liegt in der Regel[1]) retroperitoneal, dorsalwärts im Leibesraum, zwischen Wirbelsäule (resp. Aorta und Urogenitalapparat) und Darmkanal; sie stellt einen, häufig der ganzen Leibeshöhle an Länge gleichkommenden, in der Regel unpaaren oder (seltener) paarigen, mit bindegewebigen, elastischen und muskulösen Wänden versehenen Sack dar. In manchen Fällen trifft man auch auf Ossifikationen der Wandung, wie z. B. bei Cobitis u. a.

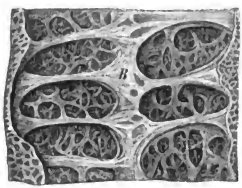


Fig. 291. Innenfläche der Schwimmblase von Lepidosteus mit dem Trabekelsystem. *B* Fibröses Längsband.

Beide Hälften können symmetrisch oder asymmetrisch entwickelt sein, und wieder in anderen Fällen (gewisse Teleostier) zerfällt das unpaare Organ durch Einschnürungen in mehrere hintereinander liegende Abteilungen; endlich kann es da und dort zu blinddarmähnlichen, mehr oder weniger zahlreichen Aussackungen kommen.

Was die Innenfläche der Schwimmblase betrifft, so ist sie entweder glatt oder durch ein einspringendes, gröberes oder feineres Balkensystem maschig, schwammartig. Man wird dadurch unwillkürlich an die Lunge der Dipnoër und Amphibien erinnert (Fig. 291).

Amphioxus, Cyklostomen und Selachier besitzen keine Schwimmblase.

Die Aufgabe der Schwimmblase besteht in der Regel darin, einen hydrostatischen Apparat zu bilden, der dem betreffenden Fisch das Steigen und Sinken im Wasser erleichtert. Immerhin vermag sie in seltenen Fällen auch als Respirationsapparat zu fungieren, wie z. B. bei Lepidosteus, Amia und gewissen Knochenfischen. So erhält sie z. B. bei Lepidosteus Blut von der Aorta, also arterielles Blut, welches in der als Lunge funktionierenden Schwimmblase weiter oxydiert wird.

Die Lungenvenen, welche infolgedessen sehr sauerstoffreiches Blut führen, vereinigen sich dann mit den grossen Venen, welche das venöse Blut aus dem übrigen Körper zum Herzen führen. Das Herz und damit auch die Kiemen empfangen also gemischtes, arteriellvenöses Blut (Boas).

Auf die Beziehungen zwischen der Schwimmblase und dem Gehörorgan wurde schon früher hingewiesen.

2. Die Lungen.

Die Lungen entwickeln sich an der hinteren Grenze jener taschenförmigen Ausstülpungen, die wir schon früher als Kiemen- oder

[1]) Bei Dactylopterus volitans liegen die beiden Hälften der Schwimmblase nicht in der Leibeshöhle, sondern ausserhalb derselben über der Wirbelsäule in einer besonderen Höhle; dabei ist das Organ von grossen Knochenplatten bedeckt, die sich vom Kopf aus nach rückwärts erstrecken.

Digitized by Google

als Schlundspalten kennen gelernt haben. Ihre Phylogenese ist, wie oben schon des näheren erörtert wurde, dunkel[1]).

Der primäre Vorderdarm geht bei der ersten Anlage der Lunge unmittelbar über dem fünften, resp. sechsten Aortenbogen, in eine seitlich komprimierte Gestalt über und wird durch eine von rechts und links her einspringende Längsfalte in eine dorsale und ventrale Partie geteilt.

Letztere treibt am hinteren (kaudalen) Ende eine sackförmige, unpaare Ausstülpung hervor, welche anfangs noch durch eine weite Mündung mit dem Darmlumen in Verbindung steht.

Sehr frühe zerfällt dieses primitive Lungensäckchen durch eine Längsfurche in zwei Seitenhälften, welche in der Richtung von unten nach oben, d. h. oralwärts, immer freier werden und sich vom Darmrohr

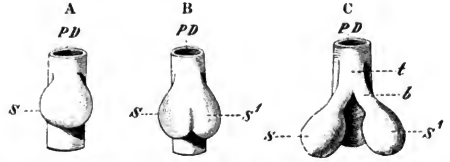


Fig. 292 **A, B, C.** Schematische Darstellung der Lungenentwickelung. *b* Bronchus, *PD* Primitives Darmrohr, *S*, *S*¹ das anfangs unpaare, später aber paarig werdende Lungensäckchen, *t* Trachea.

allmählich emanzipieren (Fig. 292, **A, B, C**). In einem weiteren Entwickelungsstadium kann man nun jederseits einen eigentlichen **Lungensack**, sowie ein röhrenförmiges Ansatzstück, den primitiven **Bronchus** unterscheiden; beide Bronchien zusammen münden in die noch kurze **Trachea** (Luftröhre). Am oberen Ende derselben, d. h. an der Abgangsstelle des gesamten Tractus respiratorius vom primitiven Darmrohr entwickelt sich der **Larynx** (Kehlkopf).

Daraus erhellt, dass der eigentliche Lungensack als das phyletisch ältere Gebilde, dagegen die Bronchien, die Trachea und der Kehlkopf als spätere Erwerbungen zu be-

[1]) Auf die Beziehungen der Lunge zu der Schwimmblase braucht hier nicht mehr eingegangen zu werden, wohl aber soll die von zahlreichen Autoren (Götte, Fol, Kastschenko, A. Weber und Buvignier) behauptete Homologie der Lungen mit den entodermalen Kiementaschen noch erwähnt werden. Nach den beiden letztgenannten Autoren sollen die pulmonalen Aussackungen bei der Ente noch ganz wie die Kiementaschen rein lateral vom Kopfdarm entstehen. Beim Hühnchen erfolgt die Anlage schon mehr ventral und bei Säugern noch weiter ventral (abgekürzte Entwickelung). Die erste Anlage der Lunge wäre demnach also paarig.

Nun betonen aber Weber und Buvignier ausdrücklich, dass es sich bei jenem Entwickelungsprozess nicht sowohl um eine Umwandlung von Kiementaschen in Lungen handle, sondern letztere wären sozusagen wieder neu auflebende Erscheinungen in jenem Bereich des digestiven Rohres, wo die Vorfahren der heutigen Wirbeltiere noch Kiemen entwickelten. Während sich die Kiementaschen gegen das Integument zu bildeten, erfuhren die Lungensäcke eine Verlagerung ins Cölom und wurden von der Splanchnopleura umschlossen. Die ursprünglich getrennten branchialen Eingangsöffnungen am Kopfdarm flossen sekundär miteinander zusammen. Weitere Untersuchungen müssen erweisen, ob und inwieweit diese Auffassung berechtigt ist oder nicht.

Digitized by Google

trachten sind. Dieser Satz erhält auch durch die vergleichende Anatomie seine Bestätigung.

An dieser Entstehungsweise der Lunge sind beide Blätter des Darmkanales, d. h. das Mesoderm und das Entoderm, beteiligt; letzteres aber spielt beim Zustandekommen der gesamten bronchialen

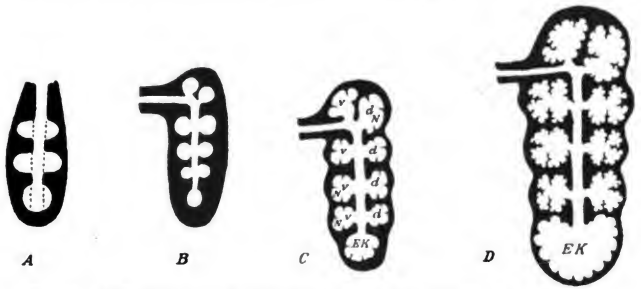


Fig. 293. A Schema des Knospungsprozesses der Lunge, bei welchem der intrapulmonale Bronchus in bronchifugaler Richtung Sprossen in die Lungenwand treibt. B Schema zur Bildung der Lunge, von Emys. Der intrapulmonale Bronchus, ein noch enges, die ganze Lunge durchziehendes Rohr, hat eine Anzahl Knospen, die primären Lungenbläschen, in die dicke Lungenwand getrieben. Letztere haben sich in Fig. C unter starker Verdünnung der Lungenwand zu Kammern entwickelt, von denen vier dorsale (*d*) und vier ventrale (*v*) sichtbar sind. Der Bronchus selbst hat sich erweitert, und sein Ende ist zur Endkammer geworden (*EK*). Die Kammern haben ihrerseits wieder Knospen getrieben, die Anlage der Nischen (*N*). Fig. D zeigt die Verhältnisse der ausgewachsenen Lunge. Die Kammern sind zu grossen, weiten Hohlräumen geworden, nur durch dünne, schlanke Septen voneinander getrennt, welche nichts weiter sind, als die zwischen ihnen übrig gebliebenen Wandteile. Die nischenartigen Ausbuchtungen (die Knospen II. Ordnung von Fig. C) haben in Fig. D wieder Knospen III. Ordnung getrieben, welche zu den Krypten wurden. Die Endkammer (*EK*) hat sich stark erweitert. Alle Figuren nach Fanny Moser.

Lungen-Architektur weitaus die Hauptrolle und ist als das treibende, formative Prinzip zu betrachten. Es erzeugt, von dem primären, glattwandigen, centralen Hohlraum („intrapulmonaler Bronchus") aus Aussackungen oder Knospen, welche in das umgebende, reich vaskularisierte Muskeln und Bindesubstanz führende, mesodermale Gewebe hineinwuchern und unter, in cranio-caudaler Richtung fortschreitender Differenzierung, in der aufsteigenden Vertebratenreihe ein ganzes Bäumchen von hohlen Kanälen, d. h. Bronchien II. III. etc. Ordnung, mit kolbig angeschwollenen Enden (Infundibula und Alveolen) erzeugen.

Das nicht kanalisierte bindegewebige Stroma der Lunge bleibt unter stetiger weiterer Fortbildung zwischen den betr. Hohlräumen bestehen und kann so eine in centripetaler Richtung vordringende Septenbildung vortäuschen. Tatsächlich aber handelt es sich dabei nur um festliegende Punkte der ursprünglichen Lungenwand.

Das die Binnenräume der Bronchien auskleidende Epithel ist mit Cilien besetzt. Die Infundibula und Alveolen besitzen Plattenepithel.

Digitized by Google

Auf diese Weise kommt es — und dies gilt namentlich für die höheren Vertebraten — zu einer starken Vergrösserung der Atmungsfläche, d. h. zu einer Steigerung der physiologischen Leistungsfähigkeit des Organes Fig. 293 A—D. Der in der aufsteigenden Tierreihe hierin sich aussprechende Fortschritt findet eine Parallele in der Ontogenese, und dies gilt auch für den da und dort zu beobachtenden Zerfall der Lunge in **Lappen** (Lobi), welch letztere stets als sekundäre, wenn auch ontogenetisch oft sehr früh auftretende, Erwerbungen zu betrachten sind. (Vergl. auch C. Hesse.)

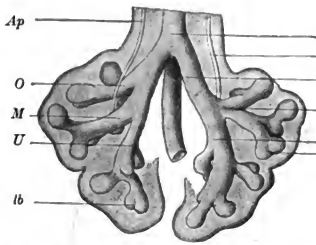


Fig. 294. Konstruktionsbild der Lungenanlage von einem älteren menschlichen Embryo, nach W. His. Vergr. 50 fach. *Ap* Arteria pulmonalis, *lb* Lungenbläschen in Teilung, *lr* Luftröhre, *M*, *U* mittlerer und unterer Lungenlappen der rechten Seite, *O* oberer Lungenlappen der rechten Seite mit zuführendem, eparteriellem Bronchus, *O*¹ oberer Lungenlappen der linken Seite mit zuführendem hyparteriellem Bronchus, *sp* Speiseröhre, *U*¹ linker unterer Lungenlappen.

Luftwege und Kehlkopf.

Die Länge der Luftwege steht in der Regel im Verhältnis zur Länge des Halses, doch kann dieser Satz, wie gewisse Ichthyoden und Derotremen, die Gymnophionen und manche Reptilien beweisen, zuweilen eine Einschränkung erfahren. Hier wie dort spielen die Wachstumsverhältnisse, beziehungsweise die von ihrem Entstehungspunkt aus sich kaudalwärts verschiebenden Lungen die Hauptrolle.

Die Wandungen der Luftwege bestehen entweder nur aus Bindegewebe, Muskeln und elastischen Fasern, oder es handelt sich — und dies kann im allgemeinen als die Regel gelten — auch um Knorpelelemente, d. h. um ein Stützskelett, welches durch seine Elastizität für ein Offenbleiben des gesamten bronchialen Kanalsystems sorgt. Am Kehlkopf gelangen die Knorpelteile zu kräftiger Entwickelung und stellen hier einen Rahmen dar, in welchem schwingende Membranen, die **Stimmbänder** (**Ligamenta vocalia**), ausgespannt sein können. Zwischen letzteren befindet sich die sogenannte Stimmritze (**Glottis**).

Ein solcher, allerdings noch sehr primitiver Kehlkopf findet sich von den Amphibien an aufwärts bei allen Wirbeltieren, allein auch schon bei gewissen Fischen kann es am Eingang zur Schwimmblase zu einer mehr oder weniger komplizierten Anordnung der Muskulatur, wenn auch nicht zur Differenzierung von knorpeligen Stützelementen kommen. Ein derartiger Muskelapparat tritt in die Erscheinung, mag der Ductus pneumaticus ventral, wie bei Polypterus, oder dorsal wie bei Lepidosteus und Amia, liegen, denn hier wie dort handelt es sich ja, wie bereits früher betont wurde, um einen und denselben Mutterboden und um eine voll-

Digitized by Google

kommen übereinstimmende Innervation (Wiedersheim). Diese Verhältnisse erscheinen mir von so grossem Interesse und von so weittragender Bedeutung, dass es sich, bevor ich den Kehlkopf der Amphibien behandle, wohl der Mühe lohnt, auf Grund eigener Untersuchungen etwas näher darauf einzugehen.

Fische.

1. Lepidosteus osseus (Fig. 295—297).

Der im hintersten Bereich des Kiemenapparates, genau in der Medianlinie liegende schlitzartige Eingang zur Schwimmblase wird von derben, dicht verfilzten Bindegewebsmassen umgeben, die sich kaudalwärts kissenartig verdicken und in das Schwimmblasenlumen wie zwei Polster hineinragen. Sie werden allerorts von den Ausstrahlungen der später zu besprechenden Muskeln durchsetzt (Fig. 297) und begrenzen einen sagittal stehenden Spaltraum. Dieser erweitert

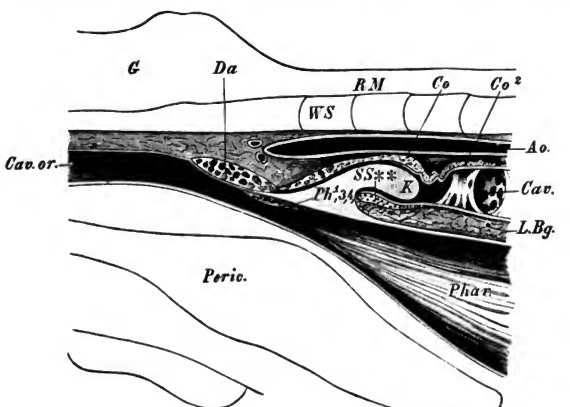


Fig. 295. Medianschnitt durch den Kopf von Lepidosteus osseus. *Ao* Aorta, *Cav* Cavum vesicae natatoriae, *Cav. or.* Cavum oris, *Co*, *Co*² und ** Constrictor pharyngis, laryngis et vesicae natat., *Da* Dilatator, *G* Schädelhöhle, *K* kissenartiger Vorsprung der laryngealen Stützelemente, *L.Bg.* lockeres Bindegewebe zwischen Lunge und Pharynx, *Peric.* Herzbeutel, *Ph*¹, *3*, *4* Infrapharyngo-Branchiale, *Phar.* Pharynx, *RM* Spinalkanal, *SS* fibröse laryngeale Stützelemente, *WS* Wirbelsäule.

sich dorsalwärts, d. h. gegen die Schädelbasis zu, T-förmig und öffnet sich schliesslich in die Schwimmblase. Dieser Apparat unterliegt auf Grund einer vom Nervus vagus beherrschten, ausserordentlich reich differenzierten Muskulatur den allermannigfachsten Grösse-, Form- und Lage-Schwankungen. Man begegnet dabei einem gewaltigen Dilatator, Retractor und Protractor laryngis, sowie einem

Digitized by Google

nicht weniger stark entwickelten Constrictor pharyngis, resp. laryngis et vesicae natatoriae, oder, wie man in Anbetracht der physiologischen Verhältnisse hier auch sagen könnte, einem Constrictor der Schwimmblase. Sämtliche Muskeln sind auf die branchiale Muskulatur zurückzuführen, wie denn z. B. der Dilatator und der

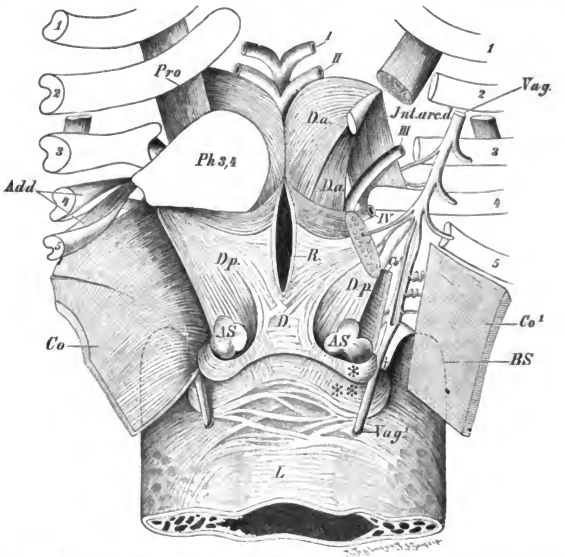


Fig. 296. Muskeln und Nerven des Kehlkopfes von Lepidosteus osseus. Ventrale Ansicht. *I—5* = 1.—5. Branchialbogen, *I—IV* = 1.—4. Kiemenvene (Art. efferens), *Add* Adductor arc. branch., *As*, *As* Ausstülpungen der ventralen Schwimmblasenwand, *Co*, *Co*¹ durchschnittener Constrictor pharyngis, *BS* Blindsäcke der Schwimmblase, *D.p.*, *D.a.* hintere und vordere Portion des Dilatator laryngis. *D* hohes, d. h. ventrales Stratum desselben, welches bei *** in die Konstriktoren der Schwimmblase übergeht. † Einsattelung der Schwimmblase am Abgang der Blindsäcke (*BS*). Letztere liegen dorsal vom Constrictor phar. *Int. arc. d.* M. interare. dorsal. (M. obliquus I. s. anterior). *L* Schwimmblase. *Ph,3,4* Infrapharyngo-Branchiale, nur in seinen Umrissen gez. *Pro* M. protractor. *R* Rima glottidis. *Vag*, *Vag*¹ N. vagus.

Constrictor zu den Mm. interarcuales transversi dorsales, der Retractor zum M. subspinalis und der Protractor zu den Mm. levatores arcuum branchialium zu rechnen sind. Da die Muskeln auch um das orale Ende der Schwimmblase einen förmlichen Muskelzylinder formieren, so kann dieselbe eventuell vom Ductus pneumaticus und dadurch von der Aussenwelt gänzlich abgeschnürt werden (Fig. 296).

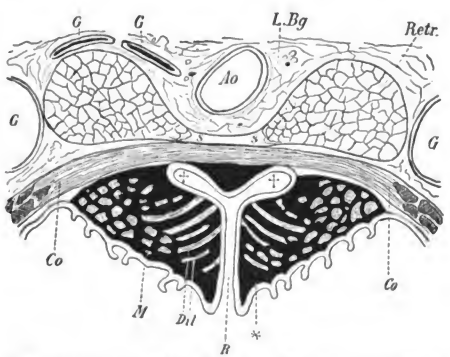
Digitized by Google

2. Amia calva.

Bei Amia calva erscheint der Eingang zur Schwimmblase viel weiter kaudalwärts gerückt als bei Lepidosteus, und daraus ergeben sich bedeutende Modifikationen der oben geschilderten Muskelverhältnisse. Auf das Nähere kann hier nicht eingegangen werden, und ich verweise auf meine Arbeit „Über das Vorkommen eines Kehlkopfs bei Ganoiden und Dipnoërn" (1904).

3. Polypterus bichir.

Aus Gründen, die ich schon bei der Schilderung der Schwimmblase erörtert habe, muss bei der Betrachtung der lungenatmenden Tiere von Polypterus ausgegangen und zunächst die Gegend der ventral liegenden Rima ductus pneumatici berücksichtigt werden.



Fi7. 297. Querschnitt durch den Kehlkopf von Lepidosteus. Skizze. *Ao* Aorta, *Co* Constrictor, *Dil* Dilatator, *GG* Gefässe, *L.Bg.* lockeres Bindegewebe, *M* Mucosa, *Retr.* M. retractor laryngis (M. subspinalis). *R* Rima glottidis, die sich dorsalwärts (††) gabelt. Rechts und links, sowie dorsal von der laryngealen Höhle ist das vom M. dilatator durchflochtene, derbe Stützgewebe (*) tiefschwarz gehalten. *S, S* Zwischensehne der Mm. retractores.

Dabei ist vor allem wiederholt zu betonen, dass jene Öffnung in der Ontogenese ventral und median entsteht, dass aber knorpelige Stützelemente hier so wenig existieren, wie bei Lepidosteus, sondern dass sich in der Umgebung nur starke Anhäufungen von dicht verfilztem Bindegewebe finden. Gleichwohl aber steht die Öffnung unter der Herrschaft eines kräftigen, aus der branchialen Muskulatur hervorgegangenen Dilatators (Derivat des M. adductor arc. branch.) und eines ventral davon liegenden Konstriktors, dessen Faserzüge (Fig. 298 und 299) mit der derben (quergestreiften) Muskelwand der Schwimmblase in direktem Zusammenhang stehen. Der M. dilatator ist nur ein Abschnitt des allgemeinen Constrictor pharyngis.

Digitized by Google

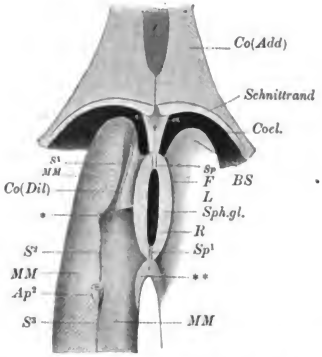


Fig. 298. Die Muskulatur des Kehlkopfes und der vorderen Schwimmblasenpartie von Polypterus bichir. *Ap*² Arteria pulmonalis, abgeschnitten, *Co*(*Add*) und *Co*(*Dil*) vordere und hintere Partie des Constrictor pharyngis, reseziert, *Coel* Cölom, *F* Furche am lateralen Rand des Sphincter glottidis, *MM* äussere Muskelschicht der Schwimmblase, in welche bei ** Fasern aus dem Sphincter glottidis einstrahlen, *S*¹, *S*², *S*³ Zwischensehnen von *M.M.*, welche bei * eine Strecke weit unterbrochen sind, *Sp*, *Sp*¹ Septa des Sphincter glottidis, *Sph.gl.* Sphincter glottidis, *Z* zungenförmige Sehnenplatte, † bindegewebiger Keil, an dessen ventraler Fläche (Pfeil) die rechte und linke Cölomhälfte miteinander in Verbindung treten.

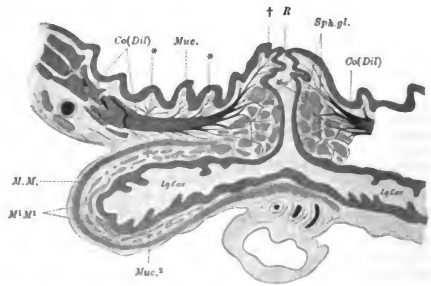


Fig. 299. Querschnitt durch den Kehlkopf und das vordere Ende der Schwimmblase von Polypterus bichir. *Co*(*Dil*) Die als Dilatator glottidis wirkende hintere (kaudale) Portion des Constrictor pharyngis, welche, sehnig ausstrahlend, bei ** und † bis unter die Mucosa oris et laryngis vordringt, *L. Cav.* Höhle der Schwimmblase, *Muc*, *Muc*¹, *Muc*² Mucosa oris, laryngis et vesicae natat., *M.M.*, äussere, teils längs-, teils quer verlaufende Muskelschicht der Schwimmblasenwand, *M*¹, *M*¹ innere Quermuskelschicht derselben, *Sph.gl.* Sphincter glottidis, in direktem Zusammenhang mit der Zungenmuskulatur.

Digitized by Google

Dipnoi.

Bei Protopterus führt ein etwas hinter dem Bereich des Kiemendarmes liegender Längsschlitz in das Vestibulum pulmonum (Ductus pneumaticus). Die betreffende Öffnung besitzt eine ventrale, mediane Lage und steht unter der Herrschaft von zwei, resp. drei Muskeln, nämlich eines M. dilatator und eines aus glatten Muskelelementen bestehenden Sphincter laryngis, dessen Fasern den Aditus laryngis umkreisen. Als dritter, gleichfalls als Constrictor laryngis wirkender Muskel ist der grosse Schlundkopfschnürer[1]) zu betrachten. Knorpelelemente finden sich keine im Kehlkopf von Protopterus[2]), dagegen existiert oralwärts vom Aditus laryngis eine

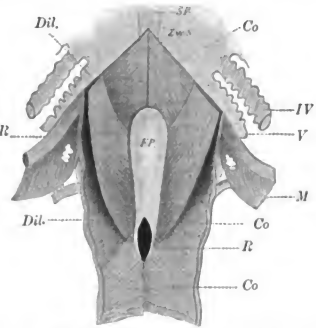


Fig. 300. Muskeln des Kehlkopfes und der ventralen Pharynxwand von Protopterus. *Co, Co* Constrictor pharyngis, resp. laryngis, *Dil* M. dilatator, *FP* Platte aus dicht verfilztem Bindegewebe, *KR* Kopfrippe, *M* von der Kopfrippe entspringender Muskel, *R* Rima glottidis, *SP* Sehnenplatte, *Zw.S* Zwischensehne des Constrictor pharyngis, *IV* und *V* vierter und fünfter Kiemenbogen.

aus derbem Bindegewebe konstruierte zungenförmige Stützplatte, welche zu dem M. dilatator und M. sphincter laryngis in wichtigen Beziehungen steht. Ob jene Platte als phylogenetischer Ausgangspunkt für die Entstehung des Kehlkopfskelettes der Amphibien und Amnioten betrachtet werden kann, muss als sehr zweifelhaft bezeichnet werden[3]), was ich hier im Anschluss an E. Göppert, entgegen meiner früheren Auffassung, ausdrücklich betonen will.

Lepidosiren paradoxa besitzt an der dorsalen Pharynxwand gewisse Organisationsverhältnisse, welche den Gedanken nahe legen,

[1]) Von dem Constrictor pharyngis hat sich der Dilatator laryngis abgespalten.

[2]) Und ebensowenig bei Ceratodus und Lepidosiren.

[3]) Dasselbe gilt auch hinsichtlich des Versuches, die laryngeale Muskulatur der Amphibien auf diejenige der Dipnoër zurückführen zu wollen.

Digitized by Google

es möchte sich hier um die letzten Spuren eines Larynx dorsalis handeln, wie ihn wohl crossopterygierartige Vorfahren der Dipnoër einst besessen haben (vergl. meine Schrift über den Ganoidenlarynx).

Was die Lungenanlage von Ceratodus anbelangt, so erfolgt sie als eine fast median liegende Aussackung der ventralen Vorderdarmwand. Der davon auswachsende hohle Spross verlagert sich im Laufe der Entwickelung mehr und mehr an die rechte, dann an die dorsale

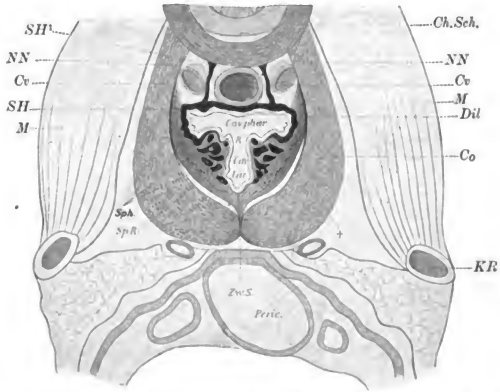


Fig. 301. Querschnitt durch den Kopfdarm von Protopterus, im Bereich des Cavum laryngis. *Aor* Aorta, *Cav. lar.* Cavum laryngis, *Cav. phar.* Cavum pharyngis, *Co* Constrictor pharyngis, *Ch. Sch* Chordascheide, *Cv*, *Cv* Kardinalvenen, *Dil* Dilatator laryngis, *KR* Kopfrippe, *NN* Nebennieren, *Peric* Herzbeutel, *SH* submuköse Sehnenhaut, *SH*¹ dorsale Fortsetzung derselben, † Grenze derselben, *Sph* M. sphincter laryngis (aus glatten Muskelelementen bestehend), *Sp.R* Spaltraum zwischen M. dilatator laryngi und Constrictor pharyngis, *Zw.S* Zwischensehne des Constrictor pharyngis.

Seite des Darmkanales. Die ursprünglich ventral gelegene Tasche wird dabei in die Länge gezogen und gestaltet sich so zu dem an der rechten Seite des Darmes emporziehenden Lungengang. Die an der Lunge des erwachsenen Ceratodus bestehende Septenbildung ist eine sekundäre Erscheinung und beruht nicht auf einer primären paarigen Anlage (L. Neumayer).

Um eine ähnliche, ebenfalls um die rechte Seite des Darmes dorsal wandernde Lunge handelt es sich auch bei Protopterus und Lepidosiren.

Amphibien.

Bei Amphibien tritt zum erstenmal ein knorpeliges Kehlkopfskelett auf, und zwar in Form von zwei, nach den verschiedenen

Digitized by Google

Amphibiengruppen sehr variierenden, die Stimmritze begrenzenden Spangen oder Platten. Dies sind die sogenannten Cartilagines laterales, welche das primäre Laryngotrachealskelett darstellen. Dass dieselben von einem Kiemenbogen abzuleiten sind, kann schon in Anbetracht der Innervation durch den Vagus (N. recurrens) wohl keinem Zweifel unterliegen, allein aus welchem Kiemenbogen ist bis dato nicht sicher zu entscheiden, denn hinter dem 4 Kiemen- (6 Viszeral-)bogen und vor der Cartilago lateralis laryngis muss mindestens ein Viszeralbogen im Laufe der Phylogenie verloren gegangen sein, so dass der fragliche Knorpel wahrscheinlich von einem 8 oder einem noch weiter kaudal gelegenen Viszeralbogen abzuleiten wäre (Drüner).

Eine weitere Kontroverse besteht hinsichtlich der Frage, bei welchem Vertreter der rezenten Urodelen die ursprünglichste Form des Kehlkopf-Luftröhrenskelettes nachzuweisen sei. Während Gegenbaur, H. H. Wilder und Göppert die primitivste Form Menobranchus und Proteus zuschreiben, macht L. Drüner, wie mir scheint mit Recht auf gewisse Umformungen, sowie auf eine Verschiebung des Kehlkopfes aufmerksam, welche sich bei diesen Perennibranchiaten, sowie auch bei Siren lacertina, Menopoma und Kryptobranchus im Laufe der Stammesgeschichte vollzogen haben.

Nach Drüner soll die zu den kaduzibranchiaten Urodelen gehörige Salamanderform Ellipsoglossa die ursprünglichste Cartilago lateralis besitzen. Diese stellt hier eine einfache Klammer mit ventral gelegenem Scharnier dar und umfasst den Kehlkopf von ventral-kaudal nach oral-dorsal.

Die Cartilago lateralis erfährt nun bei den verschiedenen Urodelengruppen unter dem Einfluss von mancherlei Faktoren, wie z. B. der Muskulatur, die mannigfachste Fortentwickelung, die sich vor allem darin äussert, dass sich der vordere Abschnitt zu den sogenannten Giessbecken- oder Stellknorpeln (Cartilagines arytaenoideae), der hintere (kaudale) zum Cricotrachealskelett abgliedern kann. Dieses passt sich in immer vollkommenerer Weise der Wand des Luftweges an, dehnt sich eventuell über die ganze Länge der Luftröhre aus und greift dabei mehr oder weniger auf die Ventral- und Dorsalseite derselben über, so dass es schliesslich von den Reptilien an zu gänzlich geschlossenen Trachealringen kommen kann.

Bevor wir uns aber zur Betrachtung der Reptilien-Luftwege wenden, erfordern diejenigen der Amphibien noch eine genauere Berücksichtigung.

Das vorderste Ende des Cricotrachealskelettes gestaltet sich bei Urodelen zu dem noch sehr einfach sich verhaltenden Ringknorpel (Cartilago cricoidea), an welchen sich kaudalwärts die bei den meisten Amphibien noch sehr kurze Trachea anschliesst. Bei Siren lacertina, Amphiuma und bei den Gymnophionen gewinnt sie beträchtlich an Länge und wird von zahlreichen Knorpeln gestützt (Fig. 302, B, C).

Bei Anuren kommt der Ringknorpel schon zu viel stattlicherer Entfaltung, wie überhaupt der ganze Kehlkopf der ungeschwänzten Amphibien eine ungleich höhere Stufe der Ausbildung erreicht. Er

Digitized by Google

wird hier zu einem wirklichen, mit schwingenden Membranen (Ligamenta vocalia) versehenen Stimmorgan, das durch die vom Mundhöhlenboden sich ausstülpenden Schallbasen im männlichen Ge-

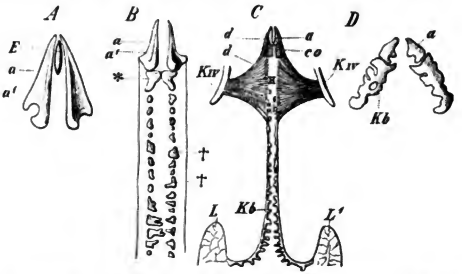


Fig. 302. Kehlkopf und Trachealgerüste von Urodelen. A von Menobranchus, B von Siren lac., C von Amphiuma, D von Salamandra mac. *a* Die den Aditus ad laryngem (*E*) seitlich begrenzenden Knorpelplättchen, *a*¹ Muskelleiste an ihrem medialen Rand, *co* M. constrictor laryngis, *K*IV vierter Kiemenbogen, von welchem der Dilatator trachease (*d*) entspringt. Dieser fliesst von beiden Seiten her in der Trachealwand zu einer aponeurotischen Haut (*H*) zusammen und strahlt mit seinen vordersten Bündeln (das vordere *d* in Fig. C) an den Korpel *a* aus, so dass er auch als Dilatator laryngis fungiert, *L*, *L*¹ Lungen, * Knorpel, die als Vorläufer der Cartilago cricoidea der höheren Wirbeltiere zu betrachten sind, † † Knorpelplitterchen in der Trachea von Siren, die bei Amphiuma und Salamandra zu Knorpelbändern (*Kb*) vereinigt sind.

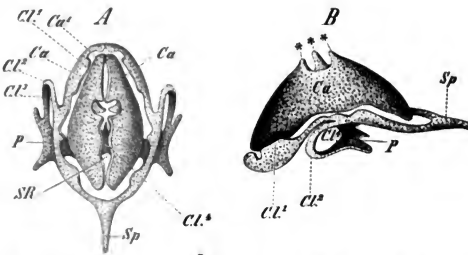


Fig. 303. Knorpeliges Kehlkopfgerüst von Rana esculenta. A von oben, B von der Seite gesehen. *Ca*, *Ca* Cartilago arytaenoidea, *Cl.*, *Cl.*¹—*Cl*⁴ Cartilago cricoidea, *p* plattenartige Ausbreitung des ventralen Teiles der Cartilago cricoidea, *Sp* Spiessartiger Fortsatz der Cartilago cricoidea, *SR* Stimmritze, *** drei zahnartige Protuberanzen an den Aryknorpeln.

schlecht noch eine weitere Verstärkung erfahren kann. Das Knorpelgerüste ist bei Rana zwischen die hinteren Zungenbeinhörner wie in eine Gabel eingelassen und durch Ligamente damit verbunden, so dass es alle Bewegungen des Zungenbeinapparates mitmachen

Digitized by Google

muss. Man unterscheidet einen rechts und links vom Eingang liegenden, gleichsam aus zwei Schalenhälften gebildeten (Fig. 303, *Ca*), sowie einen unpaaren, ringförmigen, mit spangenartigen Fortsätzen je eine Lungenwurzel umgreifenden Knorpel (Fig. 303, Cl^1—Cl^4). Jener entspricht dem Giessbeckenknorpel, dieser dem Ringknorpel der höheren Wirbeltiere. Beide sind durch straffes Bindegewebe miteinander verlötet, und der erstere trägt an seiner medialen, konkaven Fläche die obengenannten starken, schwingungsfähigen Stimmbänder.

Von den Amphibien an bis zu den Säugern hinauf lassen sich am Kehlkopf zwei Muskelgruppen unterscheiden. Die eine, welche sich zwischen dem Kehlkopfgerüste und den benachbarten Skelettteilen erstreckt, ist als ein Abkömmling der Rumpfmuskulatur zu betrachten, die andere dagegen, welche sich auf den Kehlkopf selbst beschränkt, ist, wie oben schon bemerkt, branchialen (bezw. pharyngealen) Ursprungs.

Die eigene Kehlkopfmuskulatur besteht bei Amphibien, wie auch bei allen höher stehenden Vertebraten aus einem Erweiterer und einem, resp. mehreren Verengerern der Stimmritze. Beide sind von Pharynxmuskeln (Constrictores pharyngis) abzuleiten und zeigen in ihrem ursprünglichen Verhalten die Eigenschaften von Schlund- und Kehlkopfmuskeln. Erst bei höheren Formen kommt es zur Sonderung, d. h. zur scharfen Trennung in zwei Muskelgruppen, von welchen die eine von nun an einzig dem Pharynx, die andere dem Larynx angehört.

Der Erweiterer des Kehlkopfes, resp. der Stimmritze ist mit Sicherheit von dem[1]) in das System der Mm. levatores arcuum

---

[1]) Bei Proteus und Menobranchus herrschen bezüglich der Larynxmuskulatur folgende Verhältnisse. Zu dem einfachen Dilatator treten, nachdem letzterer seine Insertion bereits erheblich verändert hat, sekundär noch zwei Verengerer hinzu, die nach ihrer Lage zum Kehlkopf als Mm. laryngei dorsales und ventrales bezeichnet werden. Beide wirken hier zugleich noch als Schlundkopfschnürer, wie dies auch noch für den Dilatator gilt. Bei der allmählichen Differenzierung geben die beiden Mm. laryngei ihre flache Lage auf und ordnen sich mehr in Form eines Ringes an (Siren lacertina), oder die seitliche Trennung zwischen dorsalem und ventralem Paar schwindet, und aus der Verschmelzung beider geht der paarig gebaute Sphinkter hervor (Amphiuma, Anuren), oder endlich tritt eine Differenzierung innerhalb der primitiven MM. laryngei nach den beiden Seiten ihrer Wirkung ein, d. h. das eine Produkt der Sonderung tritt ganz in den Dienst des Pharynx, das andere in den des Larynx (Salamander-Larven [E. Göppert, H. H. Wilder]).

Man könnte die Frage aufwerfen, wozu eine Differenzierung der Kehlkopfmuskulatur in der oben beschriebenen Weise bereits bei den Amphibien durchgeführt wird, von welchen doch bekanntlich nur die Anuren eine Stimme besitzen. Diese sehr berechtigte Frage lässt sich dahin beantworten, dass die betreffenden Muskeln im Dienst des Atmungs-Geschäftes stehen, wovon später noch die Rede sein wird. Für jetzt sei nur bemerkt, dass die Verengerer des Kehlkopfs für den Abschluss des Lungenraumes von der Mundhöhle sorgen, so lange die durch die Kehlbewegung erfolgende Mund-Rachenhöhlenatmung dauert, wobei die Luft behufs ihrer Erneuerung durch die Nasenlöcher ein- und ausströmt. — Bei der Lungenatmung wird zunächst durch eine starke Senkung des Mundhöhlenbodens Luft in das Cavum oris eingesaugt (Aspiration), und der Kehlkopfeingang durch den M. dilatator geöffnet, worauf dann die verbrauchte Luft aus der Lunge ausströmt (Exspiration). Hierauf wird unter Verschliessung der Nasenlöcher die Mundhöhle stark verkleinert, und die Luft in die Lunge gepresst. Alles dies geschieht, während der Kehlkopf zugleich energisch nach vorne gestossen wird (Inspiration, Druckpumpen-Mechanismus der Inspiration). Während der jetzt folgenden Pause der

Digitized by Google

branchialium gehörenden M. dorso-pharyngeus abzuleiten, während die Verengerer wohl dem M. hyo-pharyngeus gleichwertig, bezw. ihm gleichartig sind. Ersterer ist auf einen M. levator —, letzterer auf einen M. interacualis des fünften Kiemenbogens zurückzuführen[1]) (E. Göppert, H. H. Wilder, L. Drüner).

Reptilien.

Bei Reptilien kommt es zu immer vollkommeneren und solideren Trachealknorpelringen, die allerdings noch nicht überall ringförmig geschlossen sind, sondern dorsalwärts noch offen bleiben können. Stets sind sie aber gut differenziert, und ähnlich verhalten sich auch die übrigen Amnioten.

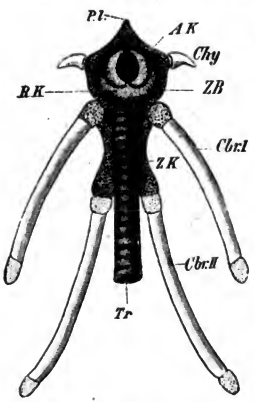


Fig. 304.

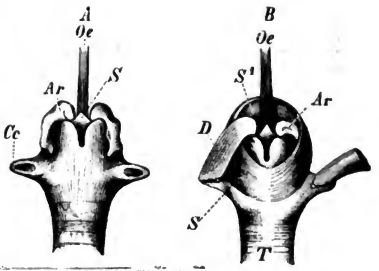


Fig. 305.

Fig. 304. Kehlkopf und Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Emys europaea. *AK* Aryknorpel, *Cbr. I, Cbr. II.* Cornu branchiale I und II, *Chy.* Cornu hyale, *P. l.* Processus lingualis, *RK* Ringknorpel, *Tr* Trachea, *ZB* Orale Verbreiterung des Zungenbeinkörpers, *ZK* Kopula.

Fig. 305. Kehlkopf von Phyllodactylus europaeus. A Kehlkopfgerüste. B Muskulatur des Kehlkopfes. *Ar* Cartil. arytaenoidea, *Cc* Cartil. cricoidea, *D* Musc. dilatator, *Oe* Os entoglossum, *S, S*¹ Musc. sphincter, *T* Trachea.

Die Länge der Trachea ist bei den verschiedenen Gruppen eine sehr verschiedene. Sie hängt nicht allein von der Länge des Halses,

Lungenatmung, in welcher die die Mundhöhle ventilierenden Kehlschwankungen ihren Fortgang nehmen, schliesst sich der Kehlkopf (E. Gaupp).

Der Dilatator fungiert somit bei der In- und Exspiration, die Konstriktoren während der Aspiration und der oft langen Pause der Lungenatmung. Während letztere dauert, verhindern also die Konstriktoren das Ausströmen der in die Lunge getriebenen Luftmenge, und darin liegt für jene Muskeln eine ungleich wichtigere Aufgabe, als dies bei den Säugern der Fall ist. Bei letzteren schliesst sich bekanntlich die Exspiration der Inspiration ohne Pause an, und der Füllungszustand der Lunge wird von den Inspirationsmuskeln beherrscht.

Bei den Anuren kommt für die Bedeutung der Kehlkopfmuskeln für den eigentlichen Respirationsvorgang noch ihre Verwendung im Dienste der Stimmbildung hinzu.

[1]) Siehe Anmerkung 1 Seite 469—470.

Digitized by Google

sondern auch davon ab, ob die Spaltung in die Bronchien höher oder tiefer erfolgt[1]). Stets geschieht das Vordringen der Skelettbildungen von der extrapulmonalen Strecke des Luftweges aus und schreitet von hier aus allmählich ins Innere der Lunge fort.

Die Cartilago cricoidea differenziert sich bei Reptilien ungleich schärfer und wird in vielen Fällen schon ein recht stattliches, mit Fortsätzen versehenes Stativ, auf welchem die Aryknorpel beweglich aufsitzen.

Bei Sauriern treten bereits Bildungen auf, die mit der später zu besprechenden Epiglottis (Kehldeckel) der Säuger verglichen werden können, ohne dass man dieselben jedoch damit direkt homologisieren könnte. Auch bei Cheloniern und Ophidiern finden sich Erhebungen der Schleimhaut, welche an eine Epiglottis erinnern, allein sie sind wohl funktionell davon zu trennen (Göppert).

Was die Muskulatur des Reptilien-Kehlkopfes betrifft, so bildet ein paarig gebauter Sphinkter das häufigste Vorkommen, doch trifft man bei allen Reptiliengruppen insofern noch ein primitives, an die niedersten Urodelen erinnerndes Verhalten, als sich die ursprüngliche Gliederung jenes Muskels in ein dorsales und ventrales Paar von Mm. laryngei noch nachweisen lässt.

Der bei verschiedenen Reptiliengruppen in sehr verschiedener Weise an den Ary-Knorpeln inserierende Dilatator zeigt demjenigen der Amphibien gegenüber keine prinzipiellen Unterschiede.

Abgesehen von den Schlangen, wo es sich um starke Rückbildungen handelt, existieren bei allen übrigen Reptilien sehr bemerkenswerte, für die phylogenetische Fortbildung bedeutsame, nahe Lagebeziehungen zwischen dem Kehlkopf und dem Zungenbein-Apparat, speziell dem Basihyale, in welches bei Krokodilen und Schildkröten der Kehlkopf geradezu eingebettet ist. Zweitens ist zu betonen die infolge jenes Umstandes und der Reduktion des Kiemenskelettes stattfindende Vorwärtswanderung des Kehlkopfes gegen den nasalen Luftweg. Eine solche Vorwärtswanderung lässt sich übrigens auch schon in der Ontogenese der Amphibien konstatieren.

Was endlich die Innervation anbelangt, so erfolgt dieselbe bei Reptilien prinzipiell in gleicher Weise, wie bei Säugern. Der N. laryngeus superior entspricht dem Ramus branchialis I. Nervi vagi, der N. laryngeus inferior (Recurrens) repräsentiert das Homologen des vierten und letzten Branchialastes des Vagus. Er gehört also dem 5. Kiemen- (7. Viszeral-) Bogen an, d. h. demselben Bogen, dessen Skelettstück als Cartilago lateralis in den Dienst des Luftweges trat. — Bei Urodelen kommt nur ein Ast des Vagus, ein Homologon des R. laryngeus inferior der Amnioten, in Betracht.

Alles in allem erwogen sehen wir übrigens im Reptilienkehlkopf bezüglich einer höheren, zu einem Stimmorgan führenden Ent-

[1]) Bei Testudo pardalis zeigt sich die lange Trachea darmähnlich gewunden, und auch bei Cinixys homeana, sowie bei Testudo calcarata ist sie, wenn auch in weit geringerem Grade, gekrümmt. Bei der letztgenannten Form wird die Luftröhre von den beiden gekrümmt verlaufenden Bronchen an Länge weit übertroffen, da die Spaltung nicht erst innerhalb der Leibeshöhle, sondern schon am Halse erfolgt.

Digitized by Google

wickelung keine oder nur geringe Fortschritte angebahnt, und dies ist um so bemerkenswerter, als auch der (obere) Kehlkopf der Vögel hierin nicht nur keine weitere Fortbildung zeigt, sondern als Stimmorgan sogar ganz ausscheidet und hinsichtlich dieser Funktion von einem neuen Apparat abgelöst wird.

Vögel.

Hier sind zwei Kehlköpfe zu unterscheiden, ein oberer und ein unterer. Ersterer liegt an der gewöhnlichen Stelle hinter der Zunge am Boden der Mundhöhle und ist selbstverständlich demjenigen der übrigen Vertebraten homolog, aber er ist keiner Lauterzeugung fähig. Er macht einen durchaus rudimentären Eindruck und dient nur als Passage für die Respirationsluft.

Von ungleich höherem Interesse ist der untere Kehlkopf (Syrinx), welcher gewöhnlich an der Übergangsstelle der Trachea in

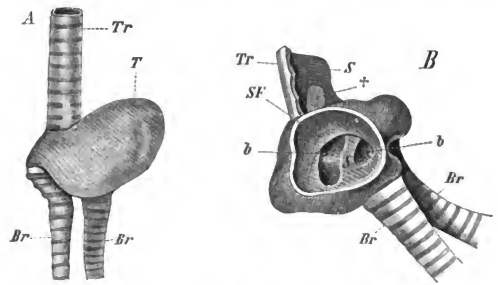


Fig. 306. Der untere Kehlkopf der männlichen Ente. **A** äussere, **B** innere Ansicht. *Br* Bronchus, *S* Steg, von welchem ein Seitenausläufer (*S* zwischen den *b b*) in die Trommelhöhle hineinragt. Dadurch wird deren Kommunikationsöffnung mit der Trachea in zwei Abschnitte (*b b*) zerfällt, und ausserdem wird jene durch die ringförmige Schleimhautfalte *SF* sehr beschränkt, *T* die sogenannte Trommel, *Tr* Trachea, † dünne Stelle im Steg.

die Bronchien, seltener am hinteren Ende der Trachea oder erst im Bereich der Bronchien selbst, gelegen ist. Er fungiert als Stimmorgan und ist als eine, vielleicht erst in der Reihe der Vögel gemachte Erwerbung aufzufassen. Gleichwohl aber deutet manches darauf hin, dass auch schon bei Reptilien Spuren davon nachweisbar sind[1]).

In dem oben zuerst namhaft gemachten, am häufigsten eintretenden Falle, d. h. bei einem Larynx broncho-trachealis, handelt

[1]) Bei gewissen Schildkröten (Cinixys homeana) findet sich an der Spaltungsstelle der Trachea in die beiden Bronchien eine mässige, an die „Trommel" mancher Vögel erinnernde Auftreibung. Am eigentlichen Kehlkopf fehlen die Stimmbänder, und die betreffende Muskulatur ist reduziert. In diesen beiden Punkten liegt ein Verhalten, das die Schildkröten den Vögeln nahe bringt.

Digitized by Google

es sich um eine bewegliche, unter der Herrschaft einer komplizierten Muskulatur stehende Verbindung der obersten Bronchialringe und dadurch um Spannung, resp. Entspannung von elastischen, schwingungsfähigen Membranen (Membr. tympaniformis interna und externa), die aus einer Differenzierung des elastischen Gewebes

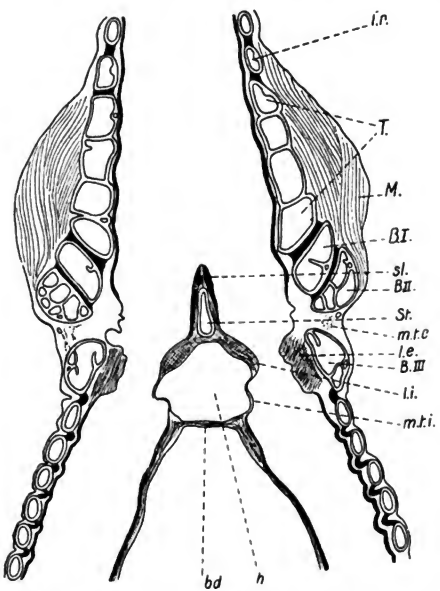


Fig. 307. Schnitt durch den Syrinx einer männlichen Amsel (Turdus merula) nach V. Häcker. *bd.* Bronchidesmus, *B.I., B.II., B.III.* erster bis dritter Bronchialhalbring, *h.* ventralwärts offener Hohlraum (Abschnitt des vorderen thoracischen Luftsacks), *l.e.* Labium externum, *l.i.* Labium internum, *M.* Muskulatur, *m.t.e.* Membraua tympaniformis externa, *m.t.i.* Membrana tympaniformis interna. *sl.* Membrana semilunaris, *T* Trommel, *T.r.* Trachealring.

der Bronchialwandung hervorgegangen zu denken sind. Die betreffende Muskulatur liegt an der Aussenfläche der Trachea und der Bronchien. Auch das unterste, in ganz bestimmter Weise abgeänderte, aus der Verschmelzung einer Anzahl von Trachealringen hervorgegangene Ende der Trachea spielt dabei als sogenannte „Trommel" eine grosse Rolle. Letztere erreicht bei Wasservögeln, wie z. B. bei männ-

Digitized by Google

lichen Enten, eine ganz exzessive Entwickelung und wird hier zu einer als Resonanzapparat fungierenden Knochenblase[1]).

Die gesamte Syrinx-Muskulatur ist, wie schon die aus Hypoglossus- und Cervikal-Elementen bestehende Innervation beweist, von dem System des M. sterno-hyoideus, d. h. von dem auf den Hals fortgesetzten Rectus-System abzuleiten. Es handelt sich also um Abkömmlinge der Rumpfmuskulatur, und dadurch ergibt sich ein fundamentaler Gegensatz zu der Kehl-

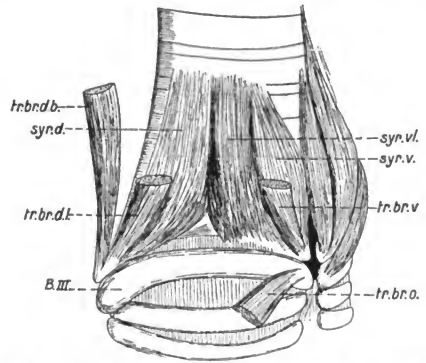


Fig. 308. Syrinx der Rabenkrähe (Corvus corone) mit abgetragenen Tracheobronchialmuskeln. Nach V. Häcker. Darstellung der tiefen Muskellage (Syringealmuskeln). *syr.d.* M. syringeus dorsalis (dorsales Ende von *B.II.*), *syr.v.* M. syringeus ventralis (Insertion: ventrales Ende von *B.II.*), *syr.vl.* M. syringeus ventrilateralis (*B.II.* und äussere Paukenhaut), *tr.br.d.b.* Musc. tracheo-bronchialis dorsalis brevis, *tr.br.d.l.* M. tr.-br. dorsalis longus, *tr.br.o.* M. tr.-br. obliquus, *tr.br.v.* M. tr.-br. ventralis.

kopfmuskulatur der übrigen Wirbeltiere, welche aus der Pharynx-Muskulatur hervorgegangen zu denken, d. h. viszeralen Ursprungs ist.

Bezüglich des genaueren Verhaltens der nach einzelnen Vogelgruppen sehr verschiedenen, einen mehr oder weniger vollkommenen Zerfall in ventrale, seitliche und dorsale Portionen, oder eine mehrfache Schichtung etc. zeigenden tracheo-bronchialen, bezw. sterno-trachealen Muskulatur verweise ich auf die Arbeit von V. Häcker. Hier sei nur noch bemerkt, dass viele Vögel, wie z. B. der afrikanische Strauss, sowie Enten, Hühner, Tauben u. a., überhaupt keine

[1]) Die Länge der Trachea wechselt bei Vögeln ausserordentlich, und ihre Knorpelringe zeigen eine grosse Geneigtheit zu verkalken. In manchen Fällen, wie beim Schwan und Kranich, kommt die Trachea zum Teil in die hohle Crista sterni zu liegen, worin sie mehr oder weniger Windungen beschreibt, um dann wieder dicht neben ihrer Eintrittstelle aus dem Sternum heraus- und in die Brusthöhle hinabzusteigen. Bei gewissen Vertretern der Familie der Sturnidae schiebt sie sich, zahlreiche Spiralwindungen beschreibend, zwischen Haut- und Brustmuskeln hinein.

Digitized by Google

Muskeln am Syrinx besitzen. Andere, wie die Möven, Reiher, Limicolen, Raubvögel, Kuckucke, Spechte, besitzen nur ein Paar

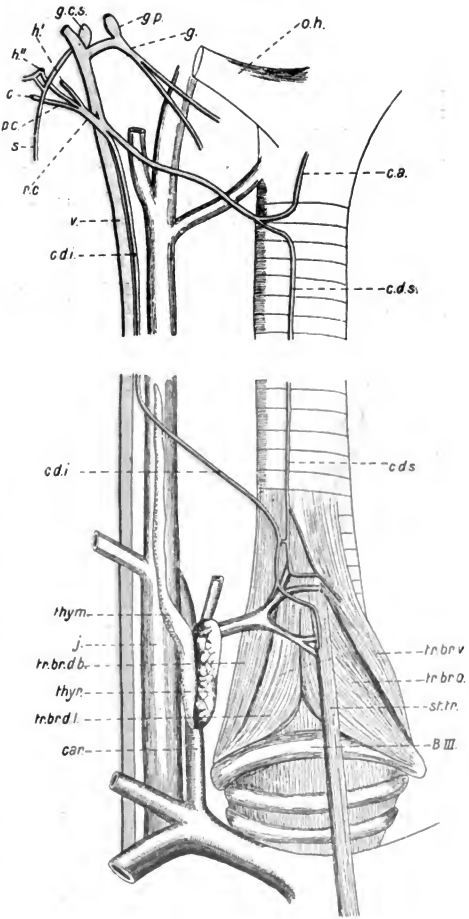


Fig. 309. Syrinx der Rabenkrähe (Corvus corone), nach V. Häcker. Darstellung der Innervierung und Gefässversorgung, sowie der Tracheobronchialmuskeln. *B. III.* dritter Bronchialhalbring, *car.* Carotis, *j* Vena jugularis, *o.h.* Zungenbein (abgeschnitten), *thym.* Thymus, *thyr.* Schilddrüse. Muskulatur: *st.tr.* Musc. sterno-trachealis, *tr.br.d.b.* M. tr.-br. dorsalis brevis (Insertion: innere Paukenhaut), *tr.br.b.l.* M. tr.-br. dorsalis longus (dorsales Ende von *B.II.*), *tr.br.o.* M. tr.-br. obliquus (ventrales Ende von *B. III.*, *tr.br.v.* Musc. tracheobronchialis ventralis (Insertion: ventrales Ende von *B.II.* und Stellknorpel). Innervierung: *c.* erster Cervikalnerv, *c.a.* R. cervic. ascendens, *c.d.i.* R. cervic. descendens inferior, *c.d.s.* R. cervic. descendens superior, *g.* N. glossopharyngeus, *g.c.s.* Ganglion cervicale supremum, *g.p.* Ganglion petrosum (auf der Fig. zu weit von *g.c.s.* abgerückt), *h'* erste Hypoglossuswurzel, *h''* zweite Hypoglossuswurzel, *p.c.* Plexus cervicalis, *r.c.* R. cervicalis, *s.* Halssympathikus, *v.* N. vagus.

Digitized by Google

von broncho-trachealen Muskeln, während Schreivögel und echte Singvögel 3—7 Paare aufweisen können. Schon aus diesem Grunde ergibt sich eine sehr verschiedene Modulationsfähigkeit der Stimme, welche gegen die Singvögel hin stetig zunimmt, wenn auch die Differenzierung der Singmuskulatur nicht ohne weiteres proportional ist der Modulationsfähigkeit. So zeigen z. B. die drosselartigen Vögel (Turdidae) eine weniger weitgehende Differenzierung als die rabenartigen (Corvidae). Offenbar spielen hinsichtlich des spezifischen Ausbildungsgrades des Gesanges psychische Eigenschaften eine wichtige Rolle (vergl. V. Häcker). Erwähnenswert ist, dass ein sexueller Dimorphismus existiert. Beim Weibchen besitzt das Stimmorgan stets ein geringeres Volum, schwächere Muskulatur, einen primitiveren Bau der Skelettstücke etc.

Es handelt sich um ein Stehenbleiben auf einem weniger differenzierten Zustand in der Entwickelung.

Säuger.

Drei Punkte unterscheiden den Kehlkopf der Säuger von demjenigen aller übrigen Wirbeltiere und stellen ihn auch selbst schon

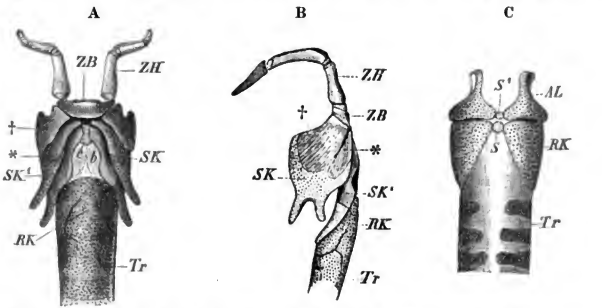


Fig. 310. Kehlkopf von Echidna. A ventrale, B seitliche, C dorsale Ansicht. *RK* Ringknorpel, in welchen dorsalwärts das Schaltstück *S* eingefügt ist. Ein ähnliches Knorpelkörperchen liegt zwischen den Giessbeckenknorpeln *AL*, *SK* Skelettstück, welches nach aussen und abwärts eine teilweise Spaltung in zwei Abschnitte erfährt. Der obere (†) entspricht dem grossen Zungenbeinhorn der höheren Säugetiere, d. h. dem III. Viszeralbogen, der untere Abschnitt (*) bildet das obere Thyreoidelement, welches dem IV. Viszeralbogen entsprechen soll. Das mit *SK'* bezeichnete untere Thyreoidelement entspräche dann dem V. Viszeralbogen. Dieses Stück besitzt bei *c* in der Mittellinie eine Copula = Copula des V. Viszeralbogens, *Tr* Trachea, *ZB* Zungenbeinkörper = Copula des II. und III. Viszeralbogens, *ZH* kleine Zungenbeinhörner = II. Viszeralbogen.

bei den Monotremen demjenigen der Reptilien scharf gegenüber: eine sehr reiche Differenzierung der Muskulatur[1]), wobei die

[1]) Es muss übrigens ausdrücklich bemerkt werden, dass das oben erwähnte, im Schliessmuskel des Reptilien-Larynx noch zutage tretende, primitive Verhalten bei den Säugern nicht verschwunden ist, sondern sogar noch deutlicher hervortritt. Hier ent-

Digitized by Google

Konstriktoren den Dilatatoren gegenüber an Zahl stets vorschlagen, das konstante Auftreten eines Kehldeckels (Epiglottis) und ebenso eines eigentlichen Schildknorpels (Cartilago thyreoidea).

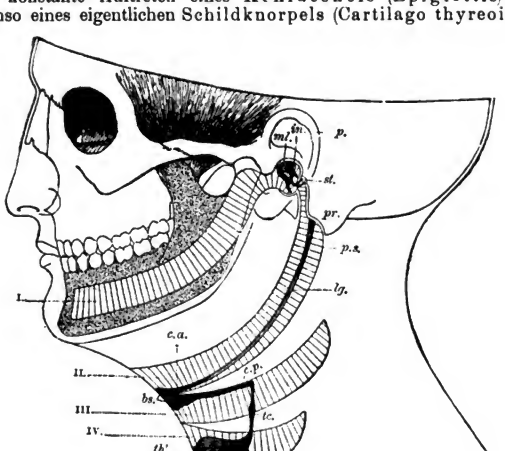


Fig. 311. Derivate der Branchialbogen beim Menschen. Schema. *I—V* Erster bis fünfter primordialer Kiemenbogen. Aus dem I. Bogen, welcher dem sog. Meckel'schen Knorpel entspricht, gehen proximalwärts die zwei Gehörknöchelchen, Hammer und Amboss (*ml.* und *in.*) hervor. Man sieht dieselben in natürlicher Lage, nach Abtragung des Trommelfells. *p.* Ohrmuschel, *st.* Steigbügel, *pr.* Processus mastoideus. Aus dem II. primordialen Kiemenbogen („Zungenbein-" oder „Hyoidbogen") gehen hervor: proximalwärts der Processus styloideus (*p. s.*), distalwärts die kleinen Zungenbeinhörner (*c. a.*) und ein Teil der Copula (*bs.*), d. h. des Zungenbeinkörpers. Der weitaus grösste Abschnitt wird zum Ligamentum stylo-hyoideum (*lg.*). Aus dem III. Bogen gehen hervor: der grössere Teil des Zungenbeinkörpers (*bs.*) und das grosse Horn des Zungenbeins (*c. p.*). Die Cartilago triticea (*tc.*) und die grossen Hörner des Schildknorpels stellen einen Rest der einstigen Verbindung des Hyoid- und Thyreoid-Apparates dar. Aus dem IV. Bogen entwickelt sich der obere Abschnitt (*th'*) der Cartilago thyreoidea, und aus dem V. Bogen endlich der untere Abschnitt (*th''*) des ebengenannten Knorpels. Wahrscheinlich verdanken dem V. Bogen auch die Aryknorpel (*ar.*) ihre Entstehung. *cr.* Cartilago cricoidea, *tr.* Trachea.

In nächster Verbindung mit letzterem steht bei den Säugern auch der Zungenbein-Apparat, und bei Monotremen sind die Hyoid-

sprechen nämlich die Mm. interarytaenoidei (resp. ary-procricoidei) den Mm. laryngei dorsales, die seitlichen Muskeln (M. crico-arytaenoideus und thyreo-arytaenoideus) den Mm. laryngei ventrales. Diese ursprüngliche Anordnung wird nur unbedeutend verschleiert durch Zusammenhänge, welche sich sekundär zwischen den Segmenten der Schliessmuskulatur sowohl seitlich als auch in der dorsalen Mittellinie herausgebildet haben (E. Göppert).

UNIVERSITY OF CALIFORNIA
Digitized by Google

und Thyreoid-Elemente sogar noch zu einem einheitlichen Apparate verbunden. Allein abgesehen davon zeigt der Monotremen-Kehlkopf, wie vor allem derjenige von Echidna, ungleich ursprünglichere Verhältnisse, als wir ihnen bei den übrigen Mammalia begegnen. Es sind nämlich an der Cartilago thyreoidea deutlich zwei Bogenpaare und auch noch die Copula zu unterscheiden, und dazu

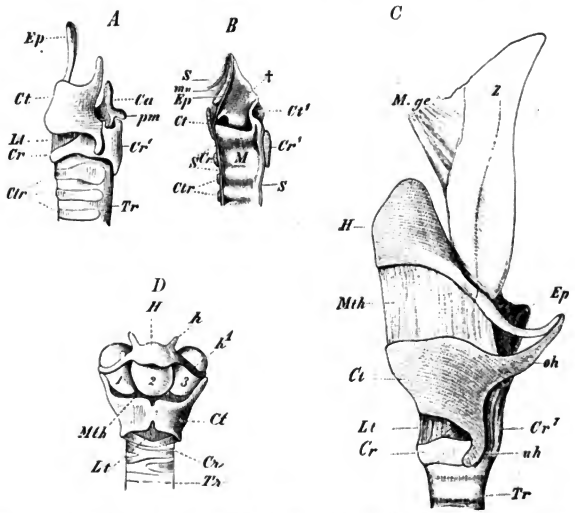


Fig. 312. Kehlköpfe von verschiedenen Säugetieren. A Kehlkopf vom Reh; von der linken Seite gesehen, B Längsschnitt durch den Kehlkopf des Fuchses, C Kehlkopf des Brüllaffen (Mycetes ursinus) von der linken Seite gesehen, D Kehlkopf von Simia troglodytes, von vorne gesehen (Ventralfläche). *Ca* Cartilago arytaenoidea, *Cr* vordere, *Cr*^{1} hintere, zur Platte erhobene Spange des Ringknorpels, *Ct*, *Ct*^{1} Cartilago thyreoidea, *Ctr* knorpelige Trachealringe, *Ep* Epiglottis, *H* Zungenbeinkörper, *h* kleine, *h*^{1} grosse Zungenbeinkörper, *Lt* Ligamentum crico-thyreoideum, *M* Ventriculus laryngis, welcher bei † eine starke Aussackung besitzt, *M.ge* Musc. genioglossus, *Mth* Ligamentum thyreo-hyoideum, *mu* submuköses Gewebe mit Muskeln, *oh*, *uh* obere und untere Hörner der Cartilago thyreoidea, *pm* Processus muscularis der Cartilago arytaenoidea, *S* Schleimhaut der Trachea und der Zunge, *Tr* Trachea, *Z* Zunge, *1, 2, 3* die drei Schallblasen von Simia troglodytes.

kommt noch, dass der M. dilatator laryngis, wie dies übrigens auch noch für die Marsupialier gilt, die Verlagerung seines Ursprungs vom letzten Thyreoidbogen auf das Krikoid noch nicht vollendet hat. — Auf der anderen Seite aber ist die Entwickelung des Laryngopharyngealgebietes der Monotremen mehrfach eigene Wege gegangen, welche man keineswegs als primitive bezeichnen kann, und

Digitized by Google

welche die Gruppe von den übrigen Mammalia unterscheiden, beziehungsweise sie zusamt den Marsupialiern den Eutheria gegenüberstellen. Immerhin ist ein Zusammenhang mit den letzteren in wichtigen Punkten nicht zu verkennen, während, wie oben schon bemerkt, zwischen Monotremen und Reptilien bezüglich der Organisation der Luftwege und ihrer Nachbarschaft eine unüberbrückbare Kluft besteht (vergl. E. Göppert).

Bei den über den Monotremen stehenden Säugern existiert in postembryonaler Zeit jene innige Vereinigung des Hyoid- und Thyreoid-Apparates nirgends mehr[1]), und die in der Mittellinie ventralwärts miteinander verwachsenden Schildknorpelplatten zeigen einen einheitlichen Charakter. Beide zusammen umgreifen das Cavum laryngis wesentlich von der lateralen, sowie von der ventralen Seite aus und bedecken dabei zugleich teilweise den Ringknorpel[2]).

Über den Stimmbändern, welche sich zwischen dem Schild- und den Giessbeckenknorpeln ausspannen, buchtet sich die Schleimhaut taschenartig zu den sogenannten Ventriculi laryngis (Morgagni) aus. Diese lateralen Kehlsäcke, von denen aber in der Regel (Hylobates syndactylus macht eine Ausnahme) nur einer zu besonderer Entwickelung gelangt, können bei Anthropoiden eine so beträchtliche Ausdehnung erfahren, dass sie als Schall- oder Resonanzblasen fungieren.

Beim Orang-Utang reicht die paarig sich anlegende, später aber unpaar werdende Schallblase unter vielfachen, in die Muskelinterstitien eindringenden Recessus-Bildungen von einer Schulter zur anderen und zieht sich sogar in die Achselhöhlen hinunter. Das Gesamtvolum beläuft sich auf ca 6 Liter.

Bei den übrigen Affen stülpt sich ein medianer Kehlsack zwischen Epiglottis und Schildknorpel, oder, wenn auch seltener, zwischen letzterem und dem Ringknorpel hervor. Ein derartiger Kehlsack kann z. T. auch in das sich höhlende oder gar zu einer grossen Knochenblase (Resonanzapparat) sich umgestaltende Zungenbein zu liegen kommen. Dies gilt z. B. für Mycetes (Fig. 312, C).

Von diesen, stets von den Ventriculi laryngis ausgehenden Kehlsäcken sind andere, z. T. einen sehr beträchtlichen Umfang gewinnende Ausstülpungen der laryngealen Schleimhaut wohl zu unterscheiden. Sie können bei verschiedenen Säugetieren an verschiedenen Stellen des Kehlkopfes zwischen dessen Knorpeln hervortreten und sind deshalb nur zum Teil einander homolog. So stülpt sich z. B. bei den Zahnwalen ein kleiner paariger, bei den Bartenwalen ein grosser unpaarer, medialer, aus einer Verschmelzung der Ventriculi lar. hervorgegangener Sack ventralwärts zwischen den Cartil. arytaenoidea hervor, wodurch der M. thyreo-arytaenoideus weit

---

[1]) Selbst beim Menschen aber erhält sich noch eine Verbindung in Form der Cartilago triticea; auch die mannigfach sich gestaltenden „grossen Hörner" des Thyreoidknorpels gehören hierher. Ferner treten hier, wie bei anderen Säugern, häufig noch Spalt- oder Lochbildungen auf und weisen auf die ursprüngliche Doppelanlage der Thyreoidplatte jeder Seite zurück.

[2]) Der Ringknorpel kann vorne offen oder rings geschlossen sein; seine hintere (dorsale) Partie erhebt sich häufig zu einer hohen Platte, auf der die Aryknorpel artikulieren (Fig. 312 A *Cr, Cr*[1], *Ca*). Letztere wachsen an ihrem oberen Ende zuweilen aus und schnüren sich wohl auch in eine Cartilago corniculata (Santoriniana) ab.

Digitized by Google

mit ausgezogen wird. Bei gewissen Artiodactyla (Hirsche und Antilopen) findet sich ein medialer Kehlsack zwischen Thyreoid und Epiglottis, und Ähnliches, wenn auch in geringerem Masse, wird auch bei den Perissodactyla beobachtet.

(Über den Kehlsack des Renntieres vergl. E. Lönnberg).

Die die Ventriculi laryngis von oben her begrenzenden Schleimhautfalten werden als Ligamenta ventriculi (Ligamenta vocalia falsa) bezeichnet und kommen nicht allen Säugern zu. Auch die wahren Stimmbänder können fehlen und werden dann durch eine Vorragung der Schleimhaut, welche durch Muskelwirkung (Musculus thyreo-arytaenoideus) temporär verstärkt werden kann[1]) ersetzt (Monotremen, Affen, Cetaceen). Die Lauterzeugung ist also nicht notwendigerweise an das Auftreten von eigentlichen Stimmbändern geknüpft.

Die Cartilago epiglottis besteht aus elastischem Knorpel, doch können bei verschiedenen Säugern hyaline Knorpelmassen inselartig eingesprengt sein. Sie entspringt im Winkel des Schildknorpels, überragt dessen vorderen Rand und deckt, nach hinten umgelegt, die Stimmritze. Sie führt deshalb mit Recht den Namen: Epiglottis (Kehldeckel).

Über ihre Phylogenie (6. Viszeral- = 4. Kiemenbogen?) ist noch keine volle Sicherheit gewonnen, und dies gilt auch hinsichtlich der Frage nach ihrer unpaaren, oder ursprünglich paarigen Anlage. Immerhin scheint mir letztere die wahrscheinlichere zu sein, und wenn dies den Tatsachen wirklich entsprechen sollte, so wäre die unpaare Epiglottis als sekundär erworben zu betrachten (E. Göppert). Wahrscheinlich sind die sogenannten Cartilagines cuneiformes (Wrisberg'sche Knorpel) als abgeschnürte Stücke des Epiglottisknorpels zu betrachten. Darauf deuten die Insektivoren, Myrmecophaga, die Caniden und die Prosimier hin. Ihre ursprüngliche Bedeutung liegt darin, die seitliche Kehlkopfwand bezw. die sogenannten Plicae ary-epiglotticae, welche den den Aditus laryngis der Reptilien begrenzenden Falten homolog sind, zu stützen. In vielen Fällen erscheinen sie in Rückbildung begriffen.

Die Bedeutung des Kehlkopfes ist bei den über den Monotremen stehenden Säugern insofern aufs Innigste an die Bildung des weichen Gaumens, beziehungsweise einer dadurch entstehenden Pharyngo-Nasaltasche geknüpft, als er sich, gegen die Choanen mehr oder weniger weit emporwachsend, in die eben genannte Tasche einlagert und dabei von der Muskulatur des weichen Gaumens zwingenartig umfasst wird. So entsteht eine, schon in der Reihe der Reptilien sich anbahnende direkte, sichere Verbindung zwischen den nasalen Luftwegen und dem Larynx, während in den seitlichen Abschnitten des Pharynx eine gleichzeitige Kommunikation des Schlundes mit der Mundhöhle bestehen bleibt. Mit anderen Worten: Atmung und Speisezufuhr können unabhängig voneinander vor sich gehen. Daraus werden namentlich diejenigen Säugetiere, deren Junge in unreifem Zustande geboren werden, und die, eigener Saugbewegungen noch wenig oder überhaupt nicht fähig, die Milch durch den

[1]) Bei Affen kommt an dem betreffenden Schleimhautwulst überhaupt kein Muskel in Betracht.

Digitized by Google

Musculus compressor mammae des Muttertieres zugeführt erhalten, den grössten Nutzen ziehen, d. h. die Marsupialier, allein auch bei den über den Marsupialiern stehenden Säugern findet sich jene Einrichtung in weitester Verbreitung, und zwar entweder nur in embryonaler Zeit, oder das ganze Leben hindurch persistierend. Auch die Cetaceen, bei welchen die Anpassung an das Wasserleben in

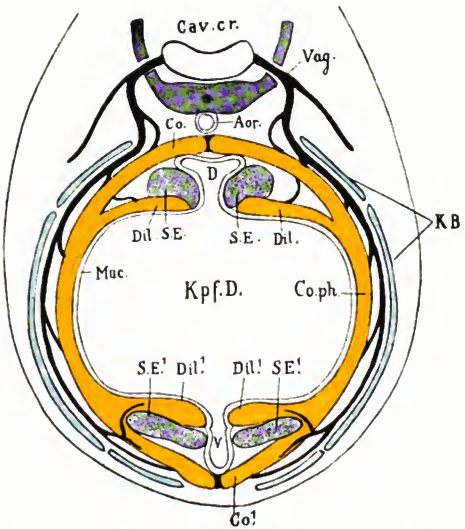


Fig. 313. Muskulatur, Nerven und Stützelemente des dorsalen und ventralen Kehlkopfes. Querschnitt. Schema *Aor* Aorta, *Cav cr.* Cavum cranii, *Co* Constrictor des dorsalen —, *Co*¹ des ventralen Kehlkopfes, *Co. ph.* Constrictor pharyngis, *D.* dorsaler Kehlkopf, *Dil.* Dilatator des dorsalen —, *Dil*¹. des ventralen Kehlkopfes, *KB.* Kiemenbogen, *Kpf. D.* Lumen des Kopfdarmes, *Muc.* Mucosa pharyngis, *S.E.* Stützelemente des dorsalen —, *S.E.*¹ des ventralen Kehlkopfes, *V.* Ventraler Kehlkopf, *Vag.* Nervus vagus.

Betracht kommt, reihen sich hinsichtlich jener, unter Hochstand des Larynx erfolgenden und durch einen Musc. compressor der Milchdrüse unterstützten Ernährungsweise andern Säugetieren an[1]).

Nachdem wir so am Ende unserer Betrachtungen über den Kehlkopf angelangt sind, ergibt sich mit Rücksicht auf die bei gewissen

[1]) Bezüglich der eigenartigen Verhältnisse des Cetaceen-Larynx verweise ich auf die Arbeit von B. Rawitz und bemerke hier nur, dass sowohl die einzelnen Teile desselben,

Digitized by Google

Fischen vorliegenden Verhältnisse das Resultat, dass man in der Wirbeltierreihe mit der Existenz von zwei, in verschiedenen Lageverhältnissen befindlichen, im Bereich des Kopfdarmes gelegenen Kehlköpfen, einem Larynx ventralis und einem Larynx dorsalis zu rechnen hat. — Ich ziehe die Bezeichnung „dorsaler" Kehlkopf vor und sage nicht oberer Kehlkopf, weil dieser Name bekanntlich in der Anatomie der Vögel bereits vergeben ist. Bei den letzteren kommt dann noch der untere Kehlkopf (Syrinx) als das eigentliche Stimmorgan in Betracht, und angesichts dieser Tatsache sind also bei den Vertebraten drei Kehlköpfe zu unterscheiden.

Die Lungen im engeren Sinne.

Dipnoër.

Während die Lungen von Ceratodus zu einem unpaaren weiten Sack, ohne Spur eines trennenden Septums, zusammenfliessen, gilt dies bei den übrigen Dipnoërn nur für den vordersten, durch ein maschiges Netzwerk charakterisierten Abschnitt derselben; gleich dahinter bleiben sie voneinander getrennt.

Nur an ihrer Ventralfläche vom Bauchfell überzogen, erstrecken sich die Lungen durch die ganze Leibeshöhle und besitzen, ähnlich wie manche Schwimmblasen (Lepidosteus), eine zu Leisten und Netzen erhobene Mukosa.

Amphibien.

Die Lungen von Menobranchus und Proteus stehen insofern noch auf einer primitiveren Entwickelungsstufe, als diejenigen der Dipnoër, als ihre Innenfläche absolut glatt ist, also eine viel geringere Oberflächenvergrösserung erkennen lässt. Es handelt sich um zwei schlanke, in ihrem Mittelstück eingeschnürte, ungleich lange Säcke, welche sich bei Proteus viel weiter nach hinten erstrecken, als bei Monobranchus. Solche Längenunterschiede finden sich auch bei anderen Amphibien, wie bei Amphiuma, wo die beiden runden, zylindrischen Lungenschläuche — und dies gilt auch für Siren lacertina — dicht nebeneinander liegen und mit der Aorta enge verlötet sind. Die Lungeninnenfläche ist hier zu einem der Ge-

als auch deren Verbindungen untereinander trotz mancher äusserlichen Ähnlichkeit bei beiden Cetaceen-Gruppen von Grund aus verschieden sind. So hat z. B. die zusamt den Arytaenoidknorpeln röhrenartig verlängerte und in den Nasenrachenraum hineinragende Epiglottis der Zahnwale eine ganz andere Gestalt, als die der Bartenwale, und es wird der Larynx der ersteren viel enger vom weichen Gaumen, resp. von dem ringförmigen M. palato-pharyngeus umfasst, und dadurch die Nase anscheinend viel genauer gegen den Pharynx abgeschlossen, als bei den letzteren. Alles in allem erwogen scheint der Larynx der Zahnwale eine viel bedeutendere Umbildung erfahren zu haben, als der der Bartenwale, und die Annahme, dass sich der Odonto- und Mystacocetenlarynx auseinander entwickelt haben könnten, ist unzulässig. Im übrigen darf nicht unerwähnt bleiben, dass die gleiche Lage des Larynx auch den Bartenwalen zukommt, obwohl hier jene röhrenartige Verlängerung höchstens nur angedeutet ist. Die Morgagni'schen Ventrikel sind, wie bereits früher erwähnt, zu einem grossen laryngealen Sack verschmolzen, und dadurch hat die Cartilago thyreoidea eine Rückbildung erfahren.

Digitized by Google

fässverteilung entsprechenden, viele glatte Muskeln führenden Netzwerk erhoben, welches übrigens bei Amphiuma und namentlich bei Menopoma eine ungleich feinere Maschenstruktur zeigt, als bei Siren. Die Gefässe wirken dabei wie die Reifen eines Fasses auf die Lungenwand. Anfangs sind sie allerdings noch zu schwach, um eine solche Wirkung auszuüben, und dementsprechend ist die Wand noch glatt. Erst allmählich vergrössern sie sich und setzen dem centrifugal gerichteten Wachstum des centralen Lungen-Lumens von Stelle zu Stelle Hindernisse entgegen, wodurch septaähnliche Bildungen entstehen, während die dazwischen liegende dünne Wand eventuell (vergl. Salamandra mac. und namentlich die Anuren) immer stärker vorgetrieben wird. Diese Vortreibungen finden auf der Oberfläche als halbkugelige Erhebungen ihren Ausdruck. Mit diesem Vorgang beginnt auch die Sonderung der anfangs (Urodelen mit ganz glatter Lungenwand) ausschliesslich respiratorischen Innenfläche der Lunge in nur luftzuführende und in respiratorische Bezirke (F. Moser).

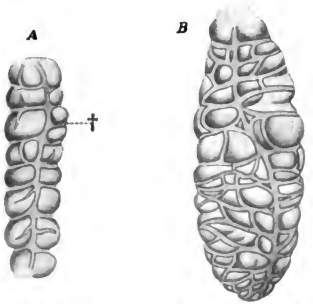


Fig. 314. A Lunge von Salamandra maculosa. Man beachte die regelmässige Anordnung der Blutgefässe, welche zwischen den einzelnen Ausbuchtungen verlaufen. Nur an der mit einem † bezeichneten Stelle geht rechterseits ein Seitenzweig mehr ab, und dementsprechend zeigt sich hier auch eine Unregelmässigkeit in der Zahl der Ausbuchtungen. B Lunge von Rana temporaria, ein einheitlicher, weiter Sack, mit relativ wenig Ausbuchtungen, zwischen welchen die unregelmässig vom Hauptgefäss abgehenden Seitenzweige verlaufen. Nach Fanny Moser.

Unter den Salamandrinen zeigt die zwei gleichmässige zylindrische Schläuche darstellende Tritonlunge noch ein sehr primitives Verhalten; ihr Lumen ist noch fast ganz glattwandig und repräsentiert noch einen einheitlichen intrapulmonalen Bronchus, welcher dem Stammbronchus höher organisierter Lungen bei Amnioten entspricht. Bei Salamandra und Cryptobranchus tritt bereits ein wandständiges, maschiges Alveolensystem auf, und dies zeigt sich bei der langgestreckten Gymnophionenlunge noch in höherer Differenzierung, allein bei den Gymnophionen kommt nur die Lunge der rechten Körperseite zu vollständiger Entwickelung. Die linke Lunge ist nur einige Millimeter lang, ein Verhalten, das auch bei den Schlangen zu beobachten ist und das, hier wie dort, ursächlich auf eine langgestreckte Leibesform zurückzuführen ist.

Bei sehr vielen Salamandrinen (Salamandrina perspicillata, Typhlomolge, Amblystomatinae, Desmognathinae, Spelerpidae, resp. Plethodontinae) hat der Respirations-Apparat eine mehr oder weniger starke Rückbildung erfahren, d. h. jene Urodelen besitzen in erwachsenem Zustande weder Lungen noch

Digitized by Google

luftleitende Wege, obwohl jede Spur von Kiemen verschwunden ist[1]).

Jener Ausfall wird durch eine ungemein reiche Vaskularisation der Mund-Rachen-Schleimhaut einer- und der äusseren Haut andererseits ergänzt. Letztere spielt auf Grund eines viel stärker, als bei Salamandra und Triton ausgebildeten subepidermoidalen Kapillarnetzes eine ungleich grössere Rolle, als dies bei lungenbesitzenden Urodelen der Fall ist. Während die Hautkapillaren von Salamandra mac. und Triton 7—12, bezw. 12—16 Mikromill. weit sind, messen sie bei Spelerpes 24—30 (!), und zugleich drängen sie sich hier, traubenförmige Divertikel erzeugend, zwischen die Zellen der tiefen Epidermisschichten hinein und reichen oft bis an die oberste Schicht hinaus.

Das Verhältnis zwischen der Wichtigkeit der Bucco-pharyngeal-Atmung einer- und der Hautatmung andererseits lässt sich übrigens bei Spelerpes schon deswegen nicht genau feststellen, weil im Körper hochgradig gemischtes Blut zirkuliert. Um dieses sauerstoffreich zu erhalten, d. h. um das Tier vor dem Ersticken zu bewahren, genügt die Bucco-pharyngeal-Atmung jedenfalls nicht; es muss die Hautatmung dazu kommen. Letztere ist also im vorliegenden Falle zweifellos von grösster Wichtigkeit.

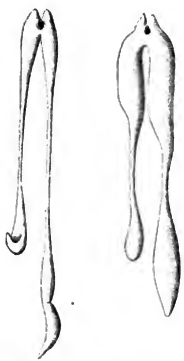


Fig. 315. Lungen von Proteus (A) und Menobranchus (B). Vorne an dem schwarzen Punkt liegt der Eingang.

Was die orale und pharyngeale Schleimhaut anbelangt, so kommen die aus der Tiefe frei hervortretenden Blutkapillaren auch hier mit den Epithelzellen, zwischen welchen sie streckenweise verlaufen, in innigste Berührung. In weiter kaudalwärts liegenden Darmbezirken reichen sie nur bis an die Epithelgrenze heran.

Bei Desmognathus fusca beteiligt sich auch noch die gefässreiche Ösophagus-Schleimhaut an der Respiration.

Ganz symmetrisch gestaltet sind die weiten, zu elliptischen Blasen ausgedehnten Lungen der Anuren. Ihre in der Hauptsache mit respiratorischem, stellenweise aber mit Flimmerepithel überzogene Innenfläche erhebt sich zu einem sehr reichen respiratorischen Balkennetz, welches zahlreiche, nach dreifachem System ineinander geschachtelte Alveolen bildet. In der Lungenwand finden sich, ähnlich wie bei Salamandrinen, zahlreiche glatte Muskelfasern und elastische Elemente. Der centrale Raum dient, ähnlich den

[1]) Bezüglich des Verhaltens des Gefäss-Systems bei Spelerpes fuscus verweise ich auf die Arbeit von Bethge. Hier sei nur erwähnt, dass bei allen lungenlosen Salamandern die Öffnung der Pulmonalvene in den Atrien vollständig fehlt, und dass der Sinus venosus in den linken Vorhof einmündet, während bei Lungen-Salamandern der Sinus in den rechten Vorhof und die Lungenvene in den linken tritt. Von einer Trennung beider Vorhöfe kann man bei lungenlosen Formen überhaupt nicht sprechen.

Digitized by Google

Bronchien der Säugetierlunge, nur zur Luftzu- und -ableitung, während die blutgefässführenden, wandständigen Alveolen allein der Respiration dienen. Dies gilt ebenso für die Salamanderlunge.

Was den Atmungsmechanismus der Amphibien betrifft, so ist er ein so eigenartiger und weicht so sehr von dem der höheren Wirbeltiere ab, dass notwendig etwas näher darauf eingegangen werden muss. Beim Frosch verhält es sich damit wie folgt:

Da Rippen und Zwerchfell fehlen, können die Lungen nicht durch Ansaugen mit Luft gefüllt werden. Anstatt eines Saugmechanismus besteht ein Druckmechanismus. Bei gewöhnlicher Atmung finden alle Respirationsbewegungen des Frosches bei fest geschlossenem Munde statt, wobei der Tonus der in den Lippensäumen vorhandenen glatten Muskulatur (vergl. H. L. Bruner) sicherlich eine Rolle spielt. Die Luft streicht hierbei nur durch die Nasenlöcher hin und zurück. Dies geschieht bei geschlossenem Aditus laryngis, offenen Nasenlöchern und unter „oszillatorischen" Bewegungen der Kehlgegend. Letztere schaffen also keine Luft in die Lungen und sind von der eigentlichen Lungenatmung unabhängig. Sie stehen vielmehr im Dienst einer Mundrachenhöhlen-Respiration. Daneben bestehen aber eigentliche Atembewegungen, welche die Luft in die Lungen pumpen, und welche sich, je nach Bedürfnis, in unregelmässigen Intervallen vollziehen. Man kann diese Atembewegungen des Frosches in drei Phasen zerlegen:

a) Aspiration, d. h. die Aufnahme von Luft durch die geöffneten Nasenlöcher in die bezüglich ihrer Blutversorgung ähnlich wie bei lungenlosen Urodelen sich verhaltende Mundrachenhöhle, durch Erweiterung derselben bei geschlossenem Aditus laryngis.

b) Exspiration eines Teiles der in den Lungen erhaltenen Luft bei geöffnetem Aditus laryngis, hauptsächlich durch Kontraktion der Bauchmuskeln.

c) Inspiration, die unmittelbar auf die Exspiration folgt. Durch Verengerung der Mundrachenhöhle bei geschlossenen Nasenlöchern und geöffnetem Aditus laryngis wird in dieser Phase die Luft aus der Mundrachenhöhle in die Lungen gepresst.

Der Atmungsmodus der lungenatmenden Salamandrinen ist der des Frosches wesentlich gleich (E. Gaupp; vergleiche auch S. Baglioni).

Die glatte Muskulatur der Lunge bildet keine Hilfskraft für eine der drei unter a, b, c (siehe oben) aufgeführten drei Phasen der Atembewegungen. Ihr fällt vielmehr eine gesonderte Aufgabe zu, die sie in der Ruhepause, während die Lunge mit Luft gefüllt ist, ausführt. Es handelt sich dabei um eine Verkleinerung des Lungenbinnenraumes, wodurch [bei geschlossenem Aditus laryngis] die Luft desselben in die randständigen Alveolen gedrängt wird und so eine bis in die feinsten Maschen vordringende Verteilung erfährt. Eine gleichartige Funktion kommt auch der Lungenmuskulatur der Sauropsiden und der Säugetiere zu, doch ist dabei zu berücksichtigen, dass die Bronchialmuskulatur bei den höheren Wirbeltieren relativ an Masse abnimmt, und andererseits der Atemmechanismus bei den Amnioten nach den Gesetzen der Saugpumpe erfolgt. Durch den letzteren Umstand wird, im Gegensatz zu den Amphibien, eine aus-

Digitized by Google

giebigere Inspiration und eine bessere Verteilung der Luft ermöglicht. Daher nimmt die Bedeutung der Muskulatur für den gesamten Atemmechanismus bei den hochdifferenzierten Formen ab (Königstein).

Reptilien.

Wie überall, so richtet sich auch bei Reptilien die Form der Lunge im allgemeinen nach derjenigen des Körpers, ihre Architektur erreicht aber vielfach eine höhere Differenzierung, als bei Amphibien. Diese findet ihren Ausdruck in einer ungemeinen Vergrösserung der Respirationsfläche, und dementsprechend haben wir es hier, abgesehen von der noch ein primitiveres Verhalten zeigenden Lacertilierlunge, nicht mehr mit einem weiten, centralen Hohlraum zu tun, sondern finden das Organ von einem fein verästelten, röhrigen Bronchialsystem durchwachsen, welches mit dem central verlaufenden, verhältnismässig engen Stammbronchus in Verbindung steht.

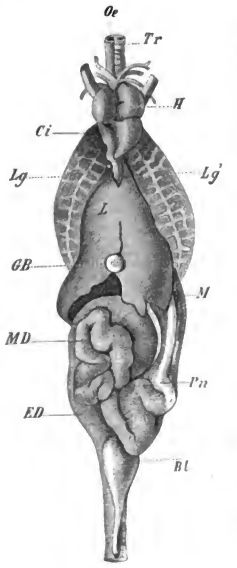


Fig. 316.

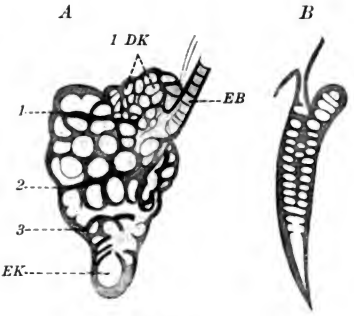


Fig. 317.

Fig. 316. Situs viscerum von Lacerta agilis. *Bl* Harnblase, *Ci* Vena cava inferior, *ED* Enddarm, *GB* Gallenblase, *H* Herz, *L* Leber, *Lg*, *Lg*^{1} die beiden Lungen mit ihrem Gefässnetz, *M* Magen, *MD* Mitteldarm, *Oe* Ösophagus, *Pn* Pankreas, *Tr* Trachea.

Fig. 317. A Lunge von Emys lutaria (1,6 mm) aufgehellt. Man sieht die drei grossen Querwände (*1, 2, 3*), welche die lateralen Kammern trennen, den eindringenden extrapulmonalen Bronchus (*EB*), die erste Dorsal- (*1 DK*) und die Endkammer (*EK*). B Lunge von Angnis fragilis (aufgehellt). Nach Fanny Moser.

Dies gilt, wie später gezeigt werden soll, namentlich für die Schildkröten- und Krokodilierlunge, und nur der kaudale Abschnitt erhält hier ein geräumigeres Lumen. Bei Ophidiern bleibt das

Digitized by Google

centrale Lumen, d. h. der Stammbronchus, stellenweise noch weiter, und wie oben schon erwähnt wurde (pag. 483), kommt bei Schlangen und Amphisbänen in der Regel nur die rechte Lunge zu vollständiger Entwickelung, während die linke rudimentär erscheint

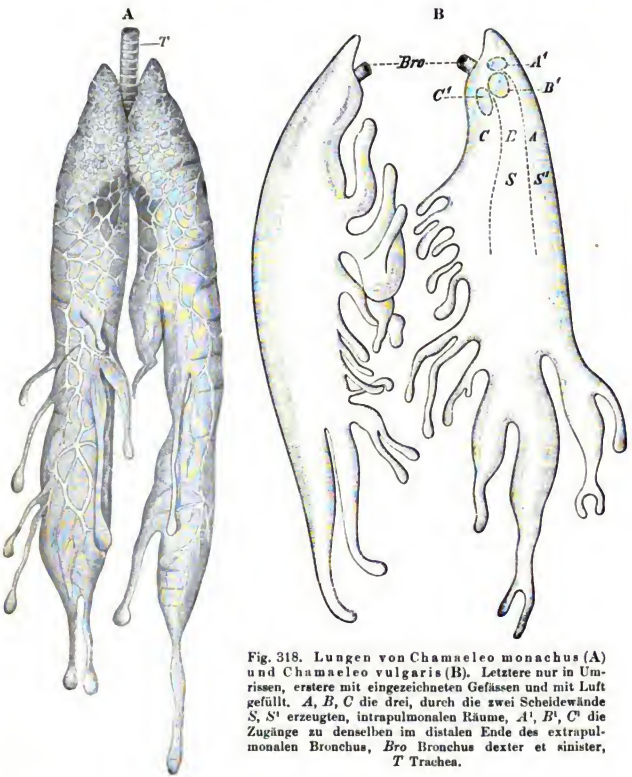


Fig. 318. Lungen von Chamaeleo monachus (A) und Chamaeleo vulgaris (B). Letztere nur in Umrissen, erstere mit eingezeichneten Gefässen und mit Luft gefüllt. *A*, *B*, *C* die drei, durch die zwei Scheidewände *S*, *S*¹ erzeugten, intrapulmonalen Räume, *A*¹, *B*¹, *C*¹ die Zugänge zu denselben im distalen Ende des extrapulmonalen Bronchus, *Bro* Bronchus dexter et sinister, *T* Trachea.

oder ganz schwindet. Auch bei Scinken übertrifft die rechte Lunge stets die linke an Ausdehnung.

Was die Wand der Reptilienlunge betrifft, so erfährt sie durch Vermehrung des Bindegewebes eine bedeutende Verdickung, und auf

Digitized by Google

Grund dieses Verhaltens haben die Ausbuchtungen des intrapulmonalen Bronchus einen viel grösseren Widerstand zu überwinden und beschränken sich auf mehr oder weniger enge, in die dicke Wand einwachsende Kanäle. Die Sonderung in einen luftzuführenden, sowie in einen respiratorischen Abschnitt wird eine immer deutlichere, und dies führt, unter stetig weiter fortschreitender Verdickung, bezw. Verdichtung der Lungenwand zu den Verhältnissen, wie wir ihnen in der Vogel- und Säugetierlunge begegnen. Wenn es sich nun auch — das sei jetzt schon bemerkt — nicht um eine direkte Homologisierung der einzelnen Lungenteile handeln kann, so erscheint doch der Bau der Lunge in der ganzen Vertebraten-Reihe wenigstens in seinen Hauptzügen festgelegt. Innerhalb dieses Rahmens finden die grössten Variationen statt, nicht allein von einer Gattung, sondern schon von einem Individuum zum andern (F. Moser).

Was die feineren Strukturverhältnisse betrifft, so gestaltet sich der Aufbau der Lacertilier-, Chelonier- und Krokodilier-Lunge nach den Untersuchungen Milani's und Hesser's folgendermassen:

Lacertilier.

Die Komplikation der Lunge bei den Lacertiliern beruht auf der Existenz von Septen, die sich von der ventralen und dorsalen Lungenwand erheben und sich, bei mehr oder weniger parallelem Verlauf zur Querschnittebene, zwischen der lateralen und medialen Lungenwand ausspannen.

Dazu kommt aber als viel wichtigeres und ausschlaggebendes Moment eine in der Richtung von vorne nach hinten (kaudalwärts) fortschreitende Alveolisierung[1]) der Lunge, welche gleichzeitig von einer weiteren Entfaltung des Bronchialsystems begleitet ist.

Bei dem einfachsten Verhalten geht die Trachea bloss mit zwei Bronchialöffnungen in die Lunge über, bei fortschreitender Komplikation der Lunge aber treten extrapulmonale Bronchien auf, die zunächst kurz sind, die aber in dem Mass länger werden, als die Lunge komplizierter wird, bis sie sich endlich bei den kompliziertesten Formen in die Lunge hinein fortsetzen (Intrapulmonaler Bronchus)[2]).

Chelonier.

Im Verhältnis zur Körpergrösse sind die Lungen der Chelonier sehr gross zu nennen; bei gewissen Arten können sie nach vorne den Schulter- und nach hinten den Beckengürtel noch überschreiten.

[1]) Das zu alveolen- oder kryptenartigen Bildungen angeordnete Netzwerk beschränkt sich bei der Lacertilierlunge im allgemeinen auf die kopfwärts schauende, spitz ausgezogene, vordere Partie des Organs. An der übrigen Lungenwand sind die Alveolen weitmaschiger und flacher, oder ist die Wand vollkommen glatt.

[2]) So z. B. bei den Varaniden, wo sich die Bronchien eine Strecke weit in das Lungenlumen hereinziehen und sich darin in zwei Äste gabeln. Der Hauptstamm verläuft in der Lunge von vorne nach hinten, der zweite Bronchialast wendet sich zum vorderen kopfwärts gerichteten Lungenzipfel. Von diesen beiden Bronchialgängen führen verschiedene, auf das mannigfachste sich verzweigende Kanäle nach der Lungenwand hin. Darin zeigen sich Verhältnisse angebahnt, die an die Lungenstruktur der höheren, warmblütigen Amnioten erinnern (speziell an die der Vögel).

Digitized by Google

Sie sind in dorso-ventraler Richtung niedergedrückt. Die Trachea gabelt sich in zwei mässig lange Bronchien, von welchen jeder ziemlich weit vorne in die ventrale Lungenwand eintritt und sich als intrapulmonaler Stammbronchus weit in das Innere des Organs hinein fortsetzt. Je mehr dieser Bronchus hineindringt, desto weiter rücken die vom extrapulmonalen Bronchus eingewanderten Knorpelstücke auseinander, verlieren ihre regelmässige Anordnung und zeigen eine netzartige Architektur.

Im Innern der Lunge finden sich grössere Hohlräume, die mit dem intrapulmonalen Haupt- und Stammbronchus durch eine, bei verschiedenen Familien verschiedene Zahl von Öffnungen in Verbindung stehen. Das Lumen der Lunge wird mit Ausnahme des hinteren Abschnittes[1]) von einer Anzahl von Scheidewänden durchzogen, die teils in der Längsachse des Organs parallel verlaufen und es in einen lateralen, dorsalen und ventralen Raum zerfällen, teils mehr oder weniger senkrecht dazu stehen und die eine bei verschiedenen Familien verschiedene, gegenseitige Lagebeziehung und Abkammerung des Gesamtorgans zustande bringen. Die einzelnen lateralen, dorsalen und ventralen Kammern, deren Scheidewände mannigfach durchbrochen sein können, sind von einem Alveolen- und Kryptensystem ausgekleidet, dessen Einzelteile im allgemeinen tiefer und weiter sind als bei Lacertiliern.

In der Familie der Chelonidae durchsetzt der Bronchus das Organ in viel grösserer Länge und ist von viel zahlreicheren Öffnungen durchbrochen als bei den übrigen Schildkrötenfamilien, und Hand in Hand damit geht die grosse Zahl dichtgelagerter Luftkanäle erster, zweiter, dritter etc. Ordnung, so dass also hier die (sekundäre) Bildung der Septa eine viel reichere und kompliziertere geworden ist. Im vorderen Lungenabschnitt setzen sich die Knorpelstücke vom Hauptbronchus sogar zum Teil auch noch auf die Nebengänge fort, und dies ist ausserordentlich wichtig, da dadurch der Weg vorgezeichnet wird, den die weitere und höhere Entwickelung, bezw. die Knorpelausbreitung des intrapulmonalen Bronchus bis zu den höheren Formen hinauf genommen hat, nämlich von vorn nach hinten.

Die Lungenarterien verlaufen innerhalb des Organes auf der Dorsal-, die Lungenvenen auf der Ventralseite des Stammbronchus.

---

[1]) Der hinterste Abschnitt kann, wie oben bereits mitgeteilt wurde, in einen schlauken, wurstartigen Blindsack auslaufen, in welchem die Alveolenbildung in der Regel nicht stark ausgesprochen ist oder gänzlich fehlt.

Solche wurstartigen Fortsätze finden sich auch bei gewissen Askalaboten, Iguaniden und Varaniden. Bei Chamaeleoniden, wo nur das vordere Lungenende durch Septen abgekammert ist, entspringen sie auch schon weiter vorne vom ventralen Lungenrand. Sie besitzen hier eine faden-, spindel-, keulen- oder auch eine lappenartige Konfiguration. Dadurch erscheinen Verhältnisse angebahnt, welche wir in der Architektur der Vogellunge zur höchsten Entwickelung kommen sehen. Während aber hier die Fortsätze der Lunge zur Pneumatisation des Skelettes in Beziehung stehen, dienen sie bei Chamaeleoniden (Fig. 318) zum Aufblähen des Körpers im Affekt. Dieses Schreckmittel — denn um ein solches handelt es sich offenbar — wird noch unterstützt durch einen Kehlsack, mittelst dessen die Luft bei der Ausatmung unter starkem Zischen hervorgestossen werden kann. Andere Luftsäcke, welche am Kopfe sitzen können, kommunizieren mit der pharyngealen Öffnung der Tuba auditus (vergl. Tornier).

Digitized by Google

Da nun bei den Lacertiliern die Lungensepta von der ventralen und dorsalen Lungenwand sich erstrecken, bei den

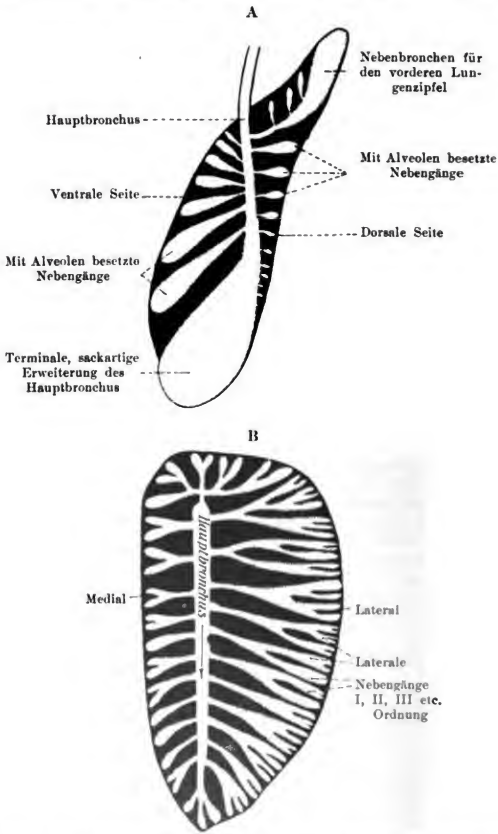


Fig. 319. A Lunge von Varanus varius und B von Thalassochelys caretta (Familie der Chelonidae), nach A. Milani.

Schildkröten aber ihre Richtung von der lateralen und medialen Lungenwand ausgeht, so muss man bei dem Versuch,

Digitized by Google

beide auf eine gemeinsame Stammform zurückzuführen, annehmen, dass sich bei den Schildkröten in Anpassung an die Verbreiterung und Abflachung ihres Körpers eine derartige Drehung der Lunge um ihre Längsachse vollzogen hat, dass die ventralen Teile derselben in eine laterale, die dorsalen in eine mediale Lage gerückt sind. Dies geht schon aus der Lage der Eintrittsstelle des Bronchus in die Lungen hervor: während sich nämlich diese bei den Lacertiliern an der medialen Lungenwand, unmittelbar ventral vom vorderen dorsalen Lungenzipfel, befindet, gehört sie bei den Schildkröten der ventralen Lungenwand an.

Alles weist darauf hin, dass auf Grund der Lungenentwickelung die Emydeae und Testudinidae als die ältesten Formen anzusehen sind. An diese schliessen sich die Trionychidae als die nächst jüngeren und die Chelonidae als die jüngsten. Auf Grund der Ausbildung des Panzers hielten frühere Autoren die Weich- und Seeschildkröten für die ältesten, die Landschildkröten dagegen für die jüngsten. Offenbar aber handelt es sich bei den ersteren um, in Anpassung an das Wasserleben, eingetretene Rückbildungen des Panzers. Die Trionychidae und Chelonidae erweisen sich übrigens auch durch die Beschaffenheit des knöchernen Gaumens, und die Chelonidae überdies auch noch durch die Entwickelung des Schädeldaches als höher organisiert[1]).

Krokodile.

Die Krokodilier-Lungen stellen sich als zwei annähernd gleich grosse, eiförmige Säcke dar, die äusserlich grössere und kleinere buckelartige Auftreibungen erkennen lassen, ähnlich wie die Lungen der Lacertilier und Chelonier.

Die Eintrittsstelle der Bronchien in der ventralen Lungenwand liegt viel weiter hinten als bei Lacertiliern und Cheloniern, nämlich etwa in der Längenmitte des Organs, und jeder Bronchus setzt sich eine Strecke weit in das Innere der Lunge hinein fort und ist durch Knorpel gestützt. In seiner Achsenverlängerung zieht, wie bei den Chelonidae, ein knorpelloses, am Ende sackartig erweitertes Rohr bis zum hinteren Lungenende. Wie dort, so gehen auch bei Krokodilen von diesem Stammbronchus und seiner Verlängerung Seitengänge ab, die sich gegen die Lungenwand hin in zahllose Gänge erster, zweiter etc. Ordnung teilen und die alle geschlossen endigen, d. h. auch hier, ebenso wie bei Cheloniern, nicht direkt unter sich, sondern nur mittelst des Hauptbronchus miteinander in Verbindung stehen und einen reichlichen Alveolenbesatz haben.

Während sich die vom Hauptbronchus auf die Peripherie fortschreitenden Knorpelelemente bei Chelonidae, wie oben schon bemerkt, erst auf den vordersten Seitengang ausgedehnt haben, gilt dies bei Crocodilus americanus, wenn auch hier erst in schwächerem

[1]) Zu beachten ist, dass auch andere Organe des Schildkrötenkörpers, wie der gesamte Darmtraktus, wie besonders der Magen, in Anpassung an die Körpergestalt, eine Verlagerung erfahren haben. Auch bei Lacertiliern (Agama stellio, Phrynosoma, Varaniden) kommt übrigens eine Verlagerung des hinteren Lungenabschnittes in der für die Chelonier angegebenen Richtung vor.

Digitized by Google

Grade, für den zweit- und am schwächsten für den drittvordersten Seitengang. So bestätigt sich auch hier die früher schon in ihrer weiteren Ausdehnungstendenz skizzierte Fortentwickelung des knorpeligen Bronchialsystems, und es ist nicht schwer, sich vorzustellen, wie nicht nur alle Seitengänge sich mit Knorpeln besetzen, sondern wie auch das in der Achsenverlängerung des Hauptbronchus liegende, bis zum hinteren Lungenende reichende Rohr im Laufe der Phylogenese noch knorpelige Stützelemente gewinnt und so allmählich zum Typus der Säugetierlunge hinüberführt. Ebenso kann man verstehen, wie dadurch, dass sich die Seitengänge zweiter, dritter etc. Ordnung ineinander öffneten, jene Bildungen sich anbahnten, die man in den Vogellungen als „Pfeifen" bezeichnet, und die, wie die Entwickelung lehrt, als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen sind.

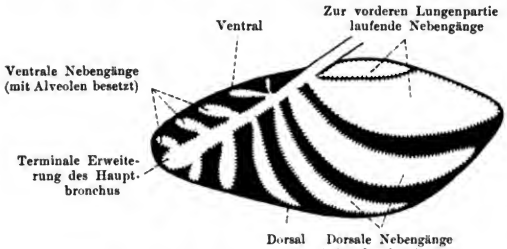


Fig. 320. Lunge von Alligator mississipp. Nach A. Milani.

Ein Rückblick ergibt also: wie bei Amphibien, so führt auch bei Reptilien und, wie ich gleich vorgreifend bemerken will, bei allen Amnioten, ein centrifugal fortschreitender Sprossungs- oder Knospungsprozess des entodermalen Epithels zur Vervollkommnung der Lunge. Ontogenie und Phylogenie gehen parallel, und hier wie dort richtet sich die mesodermale Lungenanlage formell nach der entodermalen.

Lungen und Luftsäcke der Vögel.

Die einheitlichen, ungelappten und ausserordentlich blutreichen Vogellungen sind im Verhältnis zu dem sehr umfangreichen Thorax klein, stehen aber hinsichtlich der Komplikation ihres Aufbaus und ihrer physiologischen Leistungsfähigkeit an der Spitze aller Respirationsorgane in der Wirbeltierreihe.

Fest den Brustwirbeln und den Rippen angepresst, besitzen sie nur eine geringe Elastizität und Erweiterungsfähigkeit. Der Hauptbronchus, welcher nach seinem Eintritt vor der Mitte der ventralen Lungenoberfläche bis zur hintersten Grenze des ganzen Organs verläuft und dabei seine Knorpelringe allmählich verliert, gabelt sich jederseits in Nebenbronchien, welche teils eine ventrale, teils eine

Digitized by Google

dorsale Lage haben. Die von den 8 ventralen und den 6—10 dorsalen, kleinkaliberigeren Nebenbronchen ausgehenden Zweige sind von einer Menge dicht stehender, gleichweiter Öffnungen durchbohrt, welche in kleine Röhrchen, die sogenannten Lungenpfeifen hineinführen. Vom Lumen der einzelnen Pfeifen gehen kurzgedrungene, radiär angeordnete Bronchioli ab, welche sich in ihrem weiteren Verlauf in immer feinere Luftkanäle verästeln. Diese „Luftkapillaren" (G. Fischer) verflechten sich auf das Innigste mit den Blutgefässen.

Sämtliche Luftwege der Vogellunge anastomosieren miteinander. Blindsäcke und Alveolen scheinen der Vogellunge gänzlich zu fehlen. Die Ausbildung der feinkalibrigen Kanäle, sowie die allseitige Kommunikation der Pfeifenbezirke und der Luftkapillaren stehen in gerader Proportion zur Ausbildung des Flugvermögens. Ein grob angelegtes Bronchialsystem mit eng begrenzter Kaliberschwankung der Luftwege charakterisiert die ein geringeres Respirationsvermögen besitzenden schlechten Flieger (G. Fischer).

An der freien, ventralen Fläche jeder Lunge bemerkt man fünf Öffnungen, durch welche Bronchialäste ausmünden (Fig. 321). Sie führen in ebenso viele dünnhäutige Räume und setzen diese somit in Verbindung mit der Aussenluft[1]). Diese von der Lunge aus mit Luft füllbaren und in früher Embryonalzeit als Aussackungen der primitiven Lungenbläschen entstehenden **„Luftsäcke"** stellen ein System bestimmt angeordneter Hohlräume dar; sie schieben sich nicht nur zwischen die Eingeweide, bez. zwischen diese und die Rumpfwand ein, sondern überschreiten auch noch vielfach die Rumpfhöhle und kommen zwischen die Muskeln und in die Knochen zu liegen[2]).

Bezüglich der physiologischen Bedeutung der Luftsäcke sei folgendes bemerkt.

Der durch die rhythmische Bewegung des Thorax erzeugten Erweiterung und Verengerung des Brustkorbes können die fest eingekeilten kleinen Lungen nicht folgen, wohl aber die eine beträchtliche Ausdehnung besitzenden Luftsäcke, welche dabei einerseits als Einsauger, andererseits als Auspresser der Luft fungieren. Da bei der Einsaugung die frische Luft nicht allein in die feinsten Lungenteilchen, sondern auch zum Teil direkt von den Nebenbronchen aus in die Luftsäcke dringt, so wird, wenn bei der Verengerung des Thorax die in den Luftsäcken befindliche Luft durch die Lunge ausgepresst wird, auch die Ausatmung für die Sauerstoffversorgung[3]) des Blutes nutzbar gemacht. Die Luftsäcke, die in ihren Hauptabschnitten geradezu gefässarm sind, dienen also nicht zur Vergrösserung der Atemfläche, sondern dienen zur Luftaufspeicherung und wirken dabei gleichsam wie Blasebälge oder Ventilatoren, welche die Durchlüftung der Lunge besorgen, während

[1]) Ausser jenen, von der ventralen Lungenfläche ausgehenden Luftsäcken gibt es auch noch einen abdominalen, vom kaudalen Ende des Hauptbronchus ausgehenden Luftsack. Dazu kommt noch ein, etwa vom zweiten Drittel des Hauptbronchus abgehender kurzer, aber weiter Kanal, welcher in einen hinteren diaphragmatischen Luftsack führt.

[2]) Bei vielen Vögeln erreicht die Pneumatizität des Skelettes und der Weichteile einen noch viel höheren Grad. So können die Luftsäcke innerhalb und ausserhalb des Knochens bis zu den äussersten Phalangen der Hand, des Fusses, bis ans hintere und vordere Ende der Wirbelsäule unter die Haut und zwischen die Federwurzeln vordringen.

[3]) Die wenigen, ihrer Ernährung dienenden Gefässe der Luftsäcke gehören dem Körperkreislauf an. Die Arterien entspringen aus der Aorta, und die Venen entleeren sich in die Hohlvenen. Kapillarnetze fehlen vollständig.

Digitized by Google

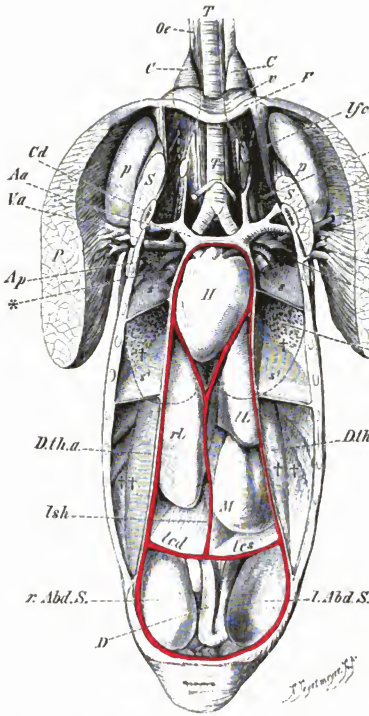


Fig. 321. Rumpfeingeweide und Luftsäcke einer Ente, nach Entfernung der ventralen Rumpfwand. Nach einer Originalzeichnung von H. Strasser. *Ap* Arteria pulmonalis, *A.a, V.a* Arteria und Vena anonyma mit ihren Ästen, *Cd* Korakoid, *C, C* Cervikalsack, *D* Darm, *D.th.a.* das fibröse Diaphragma thoracico-abdominale, *F* Furcula, *H* Herz im Herzbeutel, *lcd, lcs* Ligamentum coronarium hepatis dextrum und sinistrum, *lfcd* Ligamentum coraco-furcularis, *Lg, Lg*^{1} Lunge, *lsh* Ligamentum suspensorium hepatis, *Oe* Ösophagus, *P* grosser Brustmuskel, *p* Pektoraltasche zwischen Korakoid, Skapula und den vordersten Rippen mit dem Suprakorakoidalraum kommunizierend, *pa* Arterie des Brustmuskels, *pv* Vene desselben, *r.Abd.S., l.Abd.S.* rechter und linker Abdominalsack, *rL, lL* rechter und linker Leberlappen, *S* Musculus subclavius, *s, s* Scheidewand zwischen den vorderen diaphragmatischen Luftsäcken und dem im vordersten Teil des Thorax gelegenen, unpaaren Suprakorakoidalsack, *s*^{1}, *s*^{1} Scheidewand zwischen dem hinteren diaphragmat. Luftsack und dem vorderen diaphragmat. Luftraum, *T* Trachea, *V* Vorderes Wandstück des Suprakorakoidalsackes. * Eintritt des Trachealastes in die Lunge, † vorderer diaphragmatischer Luftraum, †† hinterer diaphragmat. Luftsack. Rot: Schnittlinien des Perikardes und Peritoneums.

Digitized by Google

der eigentliche Gasaustausch, d. h. die Respiration, nur in der Lunge selbst erfolgt.

Der Gasaustausch zwischen Blut- und Atemluft vollzieht sich also bei Vögeln zwar in einem räumlich eingeschränkten Organe, aber mit ausserordentlicher Geschwindigkeit und Intensität. So begreift man auch, wie die Wandervögel während ihrer Reise zuweilen eine staunenerregende Höhe einhalten können.

Während des Fluges, wo das den mächtigen Brustmuskeln zum Ursprung dienende Brustbein, sowie das Korakoid und die Rippen festgestellt sind, kann es sich nicht mehr um jene rhythmischen Bewegungen des Thorax, bezw. um Hebung und Senkung des Brustbeins handeln. Dafür tritt nun die Auf- und Abbewegung der Flügel, welche bei manchen Vögeln 3—13 mal in der Sekunde erfolgt, kompensatorisch ein, insofern dadurch die unter dem Flügelansatz und zwischen den Brustmuskeln liegenden Luftsäcke abwechselnd erweitert und verengert werden. Dieselben wirken also auch hier wieder als Saug- und Druckpumpen und sorgen als solche für einen stetigen Luftwechsel in den Lungen.

Während des Fluges stellt der Vogel seine Atembewegungen ein, d. h. die Luftversorgung geschieht ohne Zutun des Vogels, und so wird es auch erklärlich, dass sich Vögel anhaltend pfeilschnell durch die Luft bewegen können, ohne ausser Atem zu kommen [1]).

Aus dem Vorstehenden erhellt aber auch, in welch nahen Beziehungen eine bedeutende Ausbreitung der Pneumatisation zu der Ausbildung der Flugorgane steht, denn eine Ausweitung der vorderen Brustgegend, d. h. des vom Schultergürtel umspannten Raumes, war jedenfalls eine günstige Vorbedingung und Begleiterscheinung für die Weiterentwickelung der vorderen Extremität, ihrer Hautfalten und ihrer Muskeln. Es war dadurch die Möglichkeit für ein Auseinanderdrücken der Teile, für eine stärkere Entfaltung des Skeletts und für die Gewinnung grösserer Ursprungsflächen der Muskulatur gegeben, ohne dass damit eine erhebliche Gewichtszunahme dieser Teile selbst, sowie des ganzen Rumpfes Hand in Hand zu gehen brauchte. Kurz, der Vorteil für das Fluggeschäft durch stetig fortschreitende Vergrösserung der Flugflächen und durch Gewinnung neuer Kraftmittel liegt auf der Hand.

Der Nutzen der Pneumatisation des Vogelkörpers beruht also nicht einfach auf der Verminderung des absoluten Gewichtes des Tieres durch die Knochenpneumatizität (Ersatz von Knochenmark etc. durch Luft, Ersparnis an Knochensubstanz durch zweckmässigeren Verlauf der Zug- und Druckbalken). Auch die Lufträume zwischen den Muskeln und im Innern des Rumpfes sind für den Flug von Bedeutung [2]).

---

[1]) Man kann die Wahrheit dieser wunderbaren Tatsache experimentell beweisen, wenn man den Luftstrom eines Gebläses gegen die Naslöcher eines Vogels leitet. Alsdann stellt der Vogel seine Atembewegungen ein, und lebt, ohne die geringste Atemnot zu zeigen, ruhig weiter, während sonst bei Hinderung der Atembewegungen binnen kurzem Atemnot und der Tod eintreten. — Um die vollkommene Durchlüftung des Vogelkörpers zu zeigen, braucht man nur einem (toten) Vogel den Humerus abzubrechen und einen Schlauch in die Luftröhre einzuführen. Bläst man nun kräftig in den Schlauch, so wird ein vor die Öffnung des Oberarmes gestelltes Licht ausgelöscht.

[2]) Es ist von Interesse, dass die Knochen der neuseeländischen Moa's ungleich solider, d. h. weniger lufthohl waren, als die der heutigen Ratiten.

Die Knochen der Archaeopteryx waren solid.

Digitized by Google

Der früher allgemein angenommene Satz, dass die Pneumatizität der Knochen durch Erleichterung des ganzen Skelettes zur Erleichterung des Fluges diene, lässt sich nicht mehr in dieser Form aufrecht erhalten, seitdem man weiss, dass ausgezeichnete Flieger, wie die Sterna, keine, oder, wie die Möven, fast gar keine lufthohlen Knochen haben, während die nicht fliegenden Ratiten in ausgiebigster Weise damit ausgerüstet sind. Somit ist die Knochenpneumatizität (man denke auch an die Chiropteren) überhaupt keine unter allen Umständen wesentliche Bedingung des Flugvermögens, wenn damit auch nicht geleugnet werden soll, dass sie — und ich habe dabei namentlich die grösseren Flieger im Auge — von Vorteil dafür werden kann. Dabei wird es sich in erster Linie um eine Verminderung der Eigenschwere des Flügels handeln, und ebenso muss natürlich jede Verminderung des Gesamtgewichtes die Flugarbeit vermindern.

Etwas Eigenartiges, nur fliegenden Tieren oder nur der Klasse der Vögel Zukommendes, liegt in der Einrichtung der Knochenpneumatizität überhaupt nicht. So haben die Untersuchungen Marsh's über die zum grossen Teil gigantischen Dinosaurier Amerikas gezeigt, dass auch bei ihnen lufthohle Knochen allgemein verbreitet waren. Auch die Sinus frontales, sphenoidales etc. der Säugetiere gehören hierher. Hier wie dort handelt es sich offenbar in erster Linie um eine Ersparnis an Material[1]).

Säuger.

Bei den Säugetieren verhält sich die Länge der Trachea proportional zu derjenigen des Halses. Ist letzterer verkürzt, so ist die Trachea fast ganz auf den Thorax beschränkt, oder teilt sie sich, wie bei den Sirenen, unmittelbar hinter dem Ringknorpel des Kehlkopfes in die beiden Bronchi. Während sie in der Regel ventral vom Ösophagus kaudalwärts zieht, verläuft sie einzig und allein bei Bradypus längs der Wirbelsäule zum Diaphragma, macht dann eine Krümmung oralwärts, biegt wieder nach hinten und teilt sich endlich in die beiden Bronchi.

Die Knorpelspangen der Trachea sind meistens dorsal nicht geschlossen, sondern durch eine, glatte Muskeln führende Membran verbunden. Nur in der Gruppe der Waltiere finden sich ventral offene Knorpel. Bei verschiedenen Nagern, Phoca, Lemur und einzelnen Marsupialiern treten vollständige Knorpelringe auf.

---

[1]) Dies prägt sich z. B. auch in allen jenen Schädelknochen deutlich aus, welche wie bei Vögeln und Krokodiliern, mit der Paukenhöhle kommunizieren. Dahin gehört das Alisphenoid, das Squamosum und das Mastoideum. Auch das Os occipitale ist zum grössten Teil pneumatisch.

Zu ganz exzessiver Entfaltung gedeihen die lufthohlen Räume bei Ungulaten, sowie bei Elephas und den Anthropoiden. Die Sinus frontales sind stark entwickelt, und ausser den auch dem Menschen zukommenden Sinus maxillares und sphenoidales finden sich auch noch Lufträume in den Processus pterygoidei und in den Alae magnae des Keilbeines, ja sie können sich auch noch auf alle Gesichtsknochen ausdehnen. Eine im Jochbein liegende Höhle kommuniziert mit der Highmorshöhle.

Im Gegensatz zu diesem spongiösen Knochencharakter besitzen die Sirenen unter allen Mammalia die kompakteste Knochensubstanz (vergl. das Kopfskelett).

Digitized by Google

Die Bronchi sind von ähnlichen Knorpelringen umgeben wie die Trachea, und hier wie dort sind sie nur ausnahmsweise geschlossen.

Eine direkte Ableitung der Säugetierlunge von derjenigen der Reptilien ist, wenn auch in genetischer Beziehung dieselben Gesetze walten, nicht möglich; nur die bei Echidna auftretenden weiten Lufträume erlauben eine gewisse Parallelisierung mit den bei Reptilien herrschenden Verhältnissen. Dabei (— und dies gilt auch für

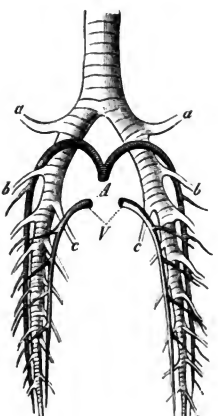


Fig. 322.

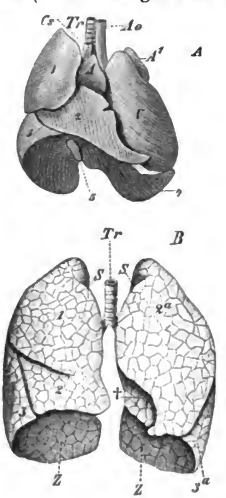


Fig. 323.

Fig. 322. Schematische Darstellung des Bronchialbaumes der Säugetiere. *A* und *V* Arteria und Vena pulmonalis, *a*, *a* beiderseitiger, bronchialer, eparterieller Bronchus, *b* Reihe der hyparteriellen Ventral-, *c* der hyparteriellen Dorsalbronchien.

Fig. 323. A Rechte Lunge des Maulwurfs, welche die gänzlich ungelappte linke an Volumen 2—4mal übertrifft. B Beide Lungen des Menschen von der Ventralseite gesehen. *1*, *2*, *3*, *4*, *5* die verschiedenen Lungenlappen, *2a* und *3a* der sogenannte obere und untere Lappen der linken Lunge des Menschen, *A*, *A*¹ die beiden Atrien des Herzens, *Ao* Aorta, *Cs* Cava superior, *S*, *S* Sulcus für die Arteria subclavia, *Tr* Trachea, *V* Herzventrikel, *Z*, *Z* Zwerchfellfläche (Basis) der Lunge; in der Figur A entsprechen die Zahlen *4* und *5* dieser Fläche, † Incisura cordis.

Opossum —) ist aber der Gedanke an eine sekundäre Erwerbung nicht auszuschliessen.

An dem sogenannten Stammbronchus, welcher bei allen Säugern die gesamte Lunge bis zu ihrem Hinterende durchsetzt, unterscheidet man ein zweireihiges System von Seitenbronchen, nämlich ein aus grösseren Elementen bestehendes ventrales und ein durch schwächere Ausbildung seiner Komponenten charakterisiertes,

Digitized by Google

dorsales System. Die Lehre von Aeby, nach welcher die sogen. eparteriellen Bronchen ein besonderes, für sich bestehendes System von Seitenbronchen darstellen sollen, hat neuerdings Angriffe erfahren, indem man nachzuweisen suchte, dass es sich dabei nur

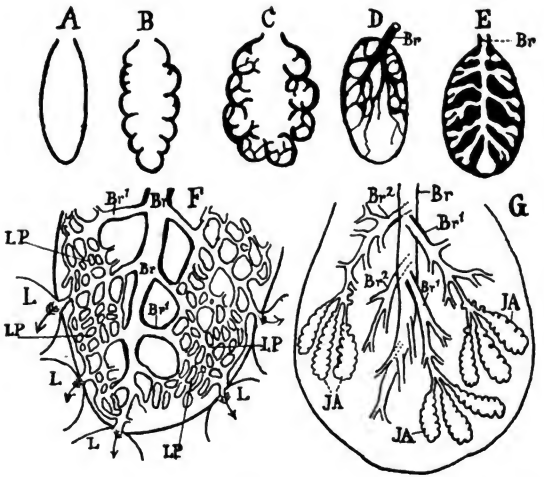


Fig. 324. Schematische Darstellung der Lungenarchitektur bei den Hauptgruppen der Wirbeltiere. A und B Urodelen, teils mit glatter, teils mit schwach alveolärer Lungenoberfläche. C Anuren. D Reptilienlunge mit beginnendem intrapulmonalem Bronchialsystem. E Krokodile und Schildkröten. F Vögel. (Die Lunge ist nicht ganz ausgezeichnet.) *Br* Hauptbronchus, *Br*¹ Nebenbronchus, dem die Lungenpfeifen (*LP*) ansitzen. Die Pfeile bedeuten die Verbindungen des Bronchialsystems mit den Luftsäcken (*L*, *L*). G Säugetiere. Der Bronchialraum ist nicht ganz ausgezeichnet, doch sieht man deutlich den das ganze Organ durchziehenden Hauptbronchus (*Br*), die ventralen, stärkeren (*Br*¹) und die dorsalen schwächeren Nebenbronchen (*Br*²). Beide verästeln sich nach der Peripherie zu feiner und feiner und endigen schliesslich mit den alveolenbesetzten Infundibula (*IA*), von denen auf der Abbildung nur wenige angedeutet sind.

um eine kopfwärts erfolgende sekundäre Verschiebung von Elementen handle, welche ursprünglich dem oben erwähnten, zweireihigen System angehörten[1]). Ob jener Angriff berechtigt ist, erscheint noch sehr fraglich. Jedenfalls verdienen die auch bei der Vogellunge in typischer Weise vorhandenen Lagebeziehungen zu den grossen Gefäss-

[1]) Die Vertreter der letzteren Auffassung lassen, dem Gefäss-System die von Aeby s. Z. vertretene fundamentale Bedeutung absprechend, die Namen ep- und hyparterielles System fallen und bezeichnen die eparteriellen Seitenbronchen schlechtweg als Bronchen der Lungenspitze = apikale Bronchen.

Digitized by Google

stämmen insofern alle Beachtung, als die meistens unpaar und nur sehr selten bilateral-symmetrisch vorhandenen eparteriellen Bronchen, wie dies ja ihr Name treffend ausdrückt, in der Regel über, d. h. kopfwärts von der Arteria pulmonalis entspringen[1]). Letztere liegt dorsal-lateral, während die Vena pulmonalis ventral-lateral im Bereiche des grossen zweireihigen Bronchialsystems, welches deshalb als hyparterielles System bezeichnet wird, herabzieht (Fig. 322).

Die in der Säugetierlunge zu beobachtende Lappenbildung tritt in ihrer Bedeutung der Bronchialverzweigung gegenüber stets in den Hintergrund, d. h. der innere Bau der Lunge bleibt dadurch in seinem Wesen unberührt. So ist die Lappung der Säugetierlunge als eine erst sekundär eingetretene Erscheinung anzusehen, der eine phylogenetische Bedeutung nicht zukommt[2]).

Die ursprünglich zur Lappenbildung führenden Einkerbungen können sich zurückbilden, so dass die Lungen zu einheitlichen Säcken werden (Sirenen, Cetaceen, einzelne Pinnipedier und Chiropteren, Murinen, Sciurus, Castor u. a.) oder nur undeutlich gelappt erscheinen (Bradypus, Myrmekophaga, verschiedene Perissodactyli u. a.).

Bei vielen Säugetieren tritt ein unpaarer Lungenlappen, meist nur rechts, zwischen Perikardium und Diaphragma auf. Er heisst Lobus infracardiacus, impar oder azygos und wird von

[1]) Im günstigsten Fall kommt bei Säugern jederseits nur noch ein einziger eparterieller Bronchus zur Entwickelung und viel häufiger tritt derselbe nur auf einer, und zwar dann stets auf der rechten Seite auf. Bei Situs inversus verhält es sich gerade umgekehrt.

Dazu kommt, dass ein eparterieller Bronchus, mag er nun auf einer oder auf beiden Seiten entwickelt sein, auch von der Trachea entspringen, und dass daneben noch der gewöhnliche bronchiale, eparterielle Bronchus vorhanden sein kann (trachealer eparterieller Bronchus).

Eine weitere Möglichkeit ist die, dass das eparterielle Bronchialsystem links wie rechts gänzlich geschwunden ist.

Worin der Grund der allmählichen Aufgabe des ursprünglich bilateral symmetrisch angelegt zu denkenden, eparteriellen Bronchialsystems gelegen ist, lässt sich nicht bestimmen. Der Anstoss dazu ging wohl kaum von der Lunge selbst aus, sondern war das Resultat einer Summe von äusseren Einflüssen, die vielleicht in gewissen Umbildungsprozessen (Verkürzung) des Thorax oder in einer Änderung des Atmungsmechanismus zu suchen sind. Jedenfalls steht so viel fest, dass jener Rückbildungsprozess schon bei den niedersten Formen der heutigen Mammalia in vollem Gange ist, dass er also bereits bei den Vorfahren derselben eingeleitet worden sein muss. Ein klarer Einblick in diese Verhältnisse setzt also einen solchen in die Phylogenie der Säugetierlunge im grossen und ganzen voraus, und ob ein solcher sich je eröffnen wird, muss die Zukunft lehren.

[2]) Durch die grosse Ausdehnungsfähigkeit der Brusthöhle und die äusserst schräge Stellung des Zwerchfells, welches den Lungen eine grosse Verschiebungsfähigkeit in kaudaler Richtung erlaubt, wird die Inspiration der Cetaceen und Sirenen eine sehr ausgiebige. Daraus, sowie aus der einzig dastehenden Entwickelung von Wundernetzen (vergl. die Organe des Kreislaufs) ergibt sich die Möglichkeit ausserordentlich langer Atempausen. Sobald das „Spritzloch" der Zahnwale, bezw. die Spritzlöcher der auftauchenden Bartenwale die Oberfläche des Wassers berühren, wird die Atemluft mit solcher Gewalt ausgetrieben, dass über den Nasenlöchern liegende Wasserteilchen mitgerissen werden. Dies und Kondensierung des Wasserdampfes der Atemluft in kalten Klimaten gaben Anlass zu der Fabel vom „Spritzen" der Walfische, wodurch verschlucktes Wasser ausgetrieben werden sollte.

Über das eigenartige Verhalten im Bau der Cetaceenlunge, wo es stellenweise zur Rückbildung, bezw. zum völligen Schwund des respiratorischen Gewebes und zu Taschenbildungen kommt, vergl. die Arbeiten von Königstein und Müller.

Digitized by Google

einem accessorischen Bronchus versorgt, welcher ventral aus dem rechten Stammbronchus entspringt. Dieser Bronchus kann übrigens auch vorhanden sein, ohne dass es zur Ausbildung des betreffenden Lappens kommt.

Was die feinere Lungenarchitektur betrifft, so sei noch folgendes bemerkt:

Die Bronchen werden gegen ihre Endausstrahlung hin immer feiner und feiner und besitzen in ihren Wandungen immer spärlichere Knorpelelemente, bis diese bei den Endbronchiolen endlich ganz schwinden. Letztere münden in trichterartige Endbläschen, die sogen. Infundibula, und da deren Wandung an zahlreichen Stellen zu Alveolen vorgebaucht ist, so wird dadurch eine bedeutende Oberflächenvergrösserung erreicht. Diese aber kommt wiederum dem die Infundibula umspinnenden dichten Kapillarnetz und dadurch dem Gasaustausch zugute, welcher sich in den Infundibula und Alveolen vollzieht.

Nachdem im vorstehenden ein Überblick gewonnen wurde über die der Lunge aller Vertebraten zugrunde liegende, zu einer stetigen Vergrösserung der Atmungsfläche führende Architektur, verweise ich noch einmal auf die Fig. 324, A—G.

Peritoneum und Pleura.

Der von einer Serosa[1]) ausgekleidete Leibesraum, das Cölom, ist bei Anamnia noch einheitlich, und auch in der Reihe der Reptilien treten erst schwache Spuren einer Abkammerung auf. Bei Vögeln macht aber der Prozess schon weitere Fortschritte, und bei Säugern endlich begegnen wir auf Grund des gut entwickelten Zwerchfells einer Abspaltung der Leibeshöhle in zwei grosse Abschnitte, einen hinteren, den Peritoneal- und einen vorderen, den Pleuralraum. Im letzteren liegt als dritter, abgespaltener Raum das das Herz umschliessende Cavum pericardii. Letzteres findet sich auch schon bei Anamnia. Bei allen jenen drei serösen Kavitäten kann man ein wandständiges oder parietales, sowie in das Lumen einspringende viszerale, d. h. die betreffenden Eingeweide in suspenso haltende, bezw. umschliessende mesenteriale Blätter, unterscheiden. Dementsprechend existiert also ein Peritoneum parietale und viscerale, eine Pleura parietalis s. costalis (Rippfell), visceralis s. pulmonalis und endlich ein Pericardium parietale und viscerale (vergl. das Zwerchfell). Die entlang der medialen Lungenfläche sich erstreckende Partie der Pleura parietalis wird Mittelfell oder Mediastinum genannt.

Da sich nun zwischen jenen beiden Blättern eine lymphartige („seröse") Flüssigkeit befindet, so kann sich die Bewegung der betreffenden, einem wechselnden Volum unterworfenen Organe leicht und ungehindert vollziehen.

Bezüglich der Omentum-, Bursa omentalis- und ähnlicher mesenterialer Rezessbildungen verweise ich auf das grosse, alle Hauptgruppen der Wirbeltiere umfassende Werk von J. Broman. Hier sei nur soviel bemerkt, dass die Mesenterialrezesse nach jenem

[1]) Über die Bedeutung der epithelialen Coelomwände als Matrix für Geschlechtszellen und Exkrete (Harn) vergl. das Urogenitalsystem.

Digitized by Google

Autor die Aufgabe haben, ursprünglich mit dem Digestionskanal breit verbundene Organe von diesem teilweise frei zu machen. Die selbständige Beweglichkeit des Darmtraktus, des Herzens und der Lungen einerseits, sowie die Starrheit und Unbeweglichkeit anderer Organe, wie z. B. der Leber andererseits, sind also die Grundursache für die Entstehung der Mesenterialrezesse in phylogenetischer Beziehung.

Dabei spielen die je nach Zahl und Lage stärker (im allgemeinen durch Gefässe oder Drüsenausführungsgänge) fixierten Punkte der betreffenden Organe selbstverständlich eine grosse Rolle.

In ontogenetischer Beziehung kommen wahrscheinlich andere Faktoren als bei der Phylogenese in Frage, nämlich aktive Einstülpungen des Serosaendothels.

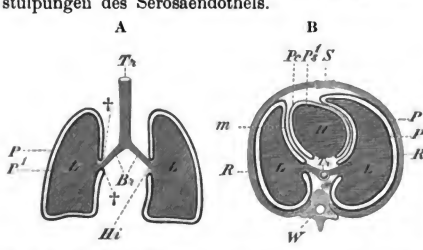


Fig. 325. Schemat. Darstellung des Pleural- und Perikardialraumes bei Säugetieren mit Zugrundelegung der menschl. Verhältnisse. A Frontalschnitt, B Querschnitt. *Br* Bronchien, *H* Herz, *L L* Lungen, *m* mediastinales Blatt der Pleura parietalis, *P* parietales, P^1 viszerales Blatt der Pleura, P_2, P_2^1 parietales und viszerales Blatt des Herzbeutels, *R* Rippen (Brustwand), *S* Sternum, *Tr* Trachea, *W* Wirbelsäule, †† Umschlagstelle des parietalen und viszeralen Blattes der Pleura am Hilus pulmonis (*Hi*).

Eine eigenartige Stellung nimmt das nur den Säugetieren zukommende Omentum majus ein, doch muss hinsichtlich dieses Kapitels auf die oben erwähnte Arbeit von J. Broman[1]) verwiesen werden.

Pori abdominales.

Unter „Pori abdominalis" versteht man eine — in der Regel paarige — Durchbohrung der Wand des hinteren Abschnittes des Peritonealkavums, welche das Cölom in direkte Kommunikation mit der Aussenwelt setzt.

Bei den Cyklostomen öffnet sich ein Porenpaar in den Sinus urogenitalis und dient zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte. Es handelt sich dabei wahrscheinlich nicht um ein Homologon der Pori abdominales anderer Tierformen, indem die eigentlichen Abdominalporen normalerweise nicht in jener Weise fungieren. Aus diesem Grunde würde man sie besser als Pori genitales bezeichnen, und derselbe Gesichtspunkt gilt auch für die Pori genitales der Muraenoiden.

Die Leibeshöhle aller Selachier männlichen und weiblichen Geschlechts steht mit der Aussenwelt in Kommunikation, und zwar 1. entweder indirekt nur durch Nephrostomen, von welchen beim Harnapparat wieder die Rede sein wird, oder 2. direkt durch Pori abdominales, oder endlich 3. durch Nephrostomen und

[1]) Vergl. denselben Autor bezüglich des Verhaltens der Mesenterien bei Fischen und Lungenfischen.

Digitized by Google

Pori abdominales. Da nun das gleichzeitige Vorkommen beider nur auf sehr wenige Selachier beschränkt und bei allen anderen Fischen sowie bei allen Dipnoërn und Amphibien überhaupt auszuschliessen ist, so lässt sich nicht verkennen, dass zwischen den Nephrostomen einer- und den Pori abdominales andererseits ein reziprokes, bezw. ein kompensatorisches Verhalten besteht, d. h. also, dass sich beide gegenseitig nahezu ganz ausschliessen.

Bezüglich des genaueren Verhaltens der Pori abdominales der Holocephalen (Chimaera) und Selachier ist zu erwähnen, dass sie in der Regel paarig auftreten und hinter der Kloake, innerhalb der dieselbe umsäumenden Lippen liegen.

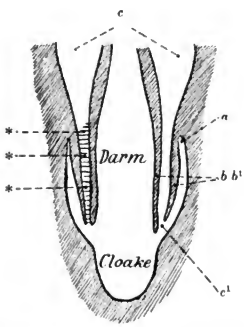


Fig. 326. Horizontalschnitt durch die Kloakengegend eines Selachiers nach E. J. Bles. Schema. Die *** sollen andeuten, dass der Abdominalporus auch an irgend einem Punkte des in weiten Abständen quer gestreiften Abschnittes der Kloakenpapille durchbrechen kann. In solchen Fällen ist dann die Papille solid (Raja). *a* blind endigende, ektodermale Einstülpung (Kloakentasche), *b*, *b*¹ Kloakenpapille, *c* Peritonealhöhle, welche sich bei *c*¹ in den Abdominalporus öffnet.

Cestracioniden und Rhiniden fehlen die Pori abdominales vollständig; inkonstant sind sie bei Scylliiden u. a., oder treten sie erst während der Geschlechtsreife in die Erscheinung.

Bei Ganoiden liegen sie zwischen der Urogenitalöffnung und dem Anus. Amia scheint im geschlechtsreifen Zustande keine Abdominalporen zu besitzen.

Unter den Teleostiern sollen sie nur den Salmoniden und den Mormyriden, wo sie rechts und links vom Anus liegen, zukommen, allein häufig sind sie hier nur einseitig entwickelt oder fehlen sie gänzlich (Fig. 327 **A, B, C**).

Bei Ceratodus öffnen sich die paarigen Abdominalporen hinter der Kloake, während bei Protopterus nur ein unpaarer, nach vorne (d. h. kopfwärts) blindgeschlossener Kanal existiert, welcher sich, je nachdem der After rechts oder links von der Mittellinie liegt, rechts oder links nach aussen öffnet. Dabei liegt er entweder inner- oder ausserhalb des Kloakensphinkters[1]).

Von Abdominalporen bei Amphibien, Vögeln und Mammalia ist nichts bekannt, bei Reptilien aber, nämlich bei zahlreichen Schildkröten und Krokodilen, werden sie vielleicht durch die sogen. Peritonealkanäle repräsentiert. Diese besitzen bei den Schildkröten nahe Lagebeziehungen zum Penis und zur Klitoris, dringen in die spongiöse Substanz der Eichel ein und endigen dann gewöhnlich blind. Bei Krokodilen, wo sich das Cavum peritonei gegen die Peniswurzel zu trichterartig auszieht, münden die Kanäle in die Kloake.

Über die morphologische Bedeutung der Pori abdominales

[1]) Bei Lepidosiren paradoxa sind keine Abdominalporen nachgewiesen.

Digitized by Google

ist nichts Sicheres bekannt, und künftige entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen müssen zeigen, ob sie den letzten Resten von Segmentalgängen entsprechen. Immerhin ist wohl im Auge zu behalten, dass Pori abdominales und Nephrostomen, mögen nun diese

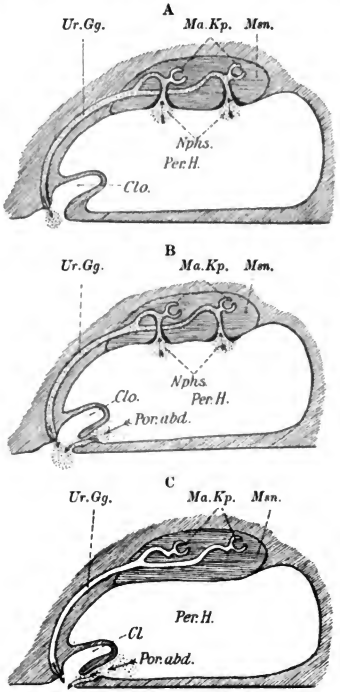


Fig. 327 **A, B, C.** Drei schematische Figuren nach E. J. Bles, um die drei Möglichkeiten der Kommunikation der Peritonealhöhle mit der Aussenwelt bei Fischen und Dipnoërn zu zeigen. **A:** Nur Verbindung durch die Nephrostomen (*Nphs.*) (Cestracion, Rhina und gewisse andere Selachier, bevor sie ausgewachsen, bezw. bevor sie in die Geschlechtsreife getreten sind; auch Amia calva-Larven). **B:** Verbindung durch Nephrostomen (*Nphs.*) und Abdominalporen (*Por. abd.*) (Gewisse erwachsene Scyliiden und Spinacidae). **C:** Verbindung nur durch Abdominalporen (*Por. abd.*) (Carcharlidae, Lamnidae und Batoidei; Holocephala, erwachsene Ganoiden, gewisse Dipnoi, gewisse Salmoniden, Mormyridae). Sonstige allgemein gültige Bezeichnungen obiger Figuren: *Cl, Clo* Kloake, *Ma. Kp.* Malpighi'sche Körperchen der Urniere, *Msn.* (Mesonephros), *Per. H.* Peritonealhöhle, *Ur.Gg.* Urnieren- s. Mesonephrosgang.

Digitized by Google

oder jene phylogenetisch älter sein, unter einen und denselben physiologischen Gesichtspunkt fallen, insofern sie beide für die Ausfuhr regressiver Stoffe aus der zum grossen Teile ein Exkretionsorgan repräsentierenden Leibeshöhle dienen können. Bezüglich weiterer Verbindungen der Leibeshöhle mit der Aussenwelt vergl. später das Urogenitalsystem (Ostium abdominale des Müller'schen Ganges).

Rückblick.

Die bei vielen Wirbellosen eine grosse Rolle spielende Hautrespiration tritt bei den meisten Wirbeltieren der Kiemen- oder Lungenatmung gegenüber in der Regel stark in den Hintergrund und spielt nur bei Amphibien noch eine grössere Rolle. Bei manchen derselben ist auch die Mund-Rachen-Atmung von Bedeutung.

Die wasseratmenden Kiemen sowohl als auch die luftatmenden Lungen sind genetisch aufs engste an den Tractus intestinalis gebunden, und beide erfüllen durch den auf dem Wege des Kreislaufes sich vollziehenden Gaswechsel ein und dieselbe Funktion.

Während nun aber die Kiemen im Bereich des Kopfes, bezw. des Viszeralskelettes an die Existenz von Öffnungen geknüpft sind, welche die Schlundwand durchbohren, handelt es sich bei den Lungen um Divertikelbildungen des Vorderdarms, welche in den Leibesraum zu liegen kommen. Ähnliche Einrichtungen finden sich schon bei Fischen in Form der ausserordentlich vielgestaltigen Schwimmblase, allein es handelt sich dabei, aus Gründen des Kreislaufes, in der Regel nur um eine morphologische und um keine funktionelle Parallele, d. h. die Schwimmblase fungiert, abgesehen von gewissen Ganoiden und einigen Teleostiern, als ein hydrostatischer Apparat.

Auf Grund des einheitlichen, in der gesamten Zirkumferenz des Kopfdarmes in gleicher Weise zur Verfügung stehenden Bildungsmateriales und der gleichen Innervation kann sich jenes Organ, das man als Kehlkopf bezeichnet, sowohl ventral, am Eingang der Lunge als auch an demjenigen der Schwimmblase, also dorsal, entwickeln, vorausgesetzt, dass sich dieser Prozess im Bereich der kaudalen Branchialgegend, d. h. des Pharynx, vollzieht. In diesem Fall kann es zur Ausbildung eines sehr komplizierten Larynx dorsalis kommen, in dem allerdings knorpelige Stützelemente nicht existieren.

Die Kiemen sind als eine phyletisch ältere Einrichtung zu betrachten als die Schwimmblase, resp. die Lunge, denn die niedrigsten Fische zeigen davon noch keine Spur, und dieser Satz wird auch durch die Ontogenie gestützt. Letztere beweist, dass sämtliche Wirbeltiere früher einmal kiemenatmend waren und dass sie erst ganz allmählich, in Anpassung an das umgebende Medium, luftatmend geworden sind, ein Prozess, den wir heute noch in der Entwickelung der meisten Amphibien vor unsern Augen sich abspielen sehen.

Dass der Kiemenraum bei den Vorfahren der heutigen Wirbeltiere über einen viel grösseren Abschnitt des Körpers sich erstreckt haben muss, erhellt unzweifelhaft aus dem Verhalten des Amphioxus, der Cyklostomen und der Notidaniden, sowie aus gewissen Kiemenrudimenten, wie sie bei anderen Fischen häufig noch nachzuweisen sind.

Digitized by Google

Die Kiemen sämtlicher Wirbeltiere lassen sich in morphologischer Beziehung in fünf Abteilungen zerfällen, die unter sich keine direkten Beziehungen aufweisen. Die erste ist durch den Amphioxus, die zweite durch die Cyklostomen, die dritte durch die übrigen, im erwachsenen Zustande befindlichen Fische, die vierte durch die Embryonen der Selachier, gewisser Ganoiden und Teleostier, die fünfte endlich durch die Dipnoër und die Amphibien, bezw. durch die Amphibien-Larven repräsentiert.

Was den Respirationsapparat der luftatmenden Wirbeltiere anbelangt, so kann man bei allen 1. die Luft zuführenden Wege und 2. die eigentliche Lunge unterscheiden. Erstere zerfallen in den Kehlkopf, die Trachea und die Bronchien.

Der Eingang zum Kehlkopf liegt im Gegensatz zu demjenigen des Luftganges der Schwimmblase stets an der ventralen Schlundwand, unterscheidet sich aber von letzterem bei niederen Typen im übrigen nur wenig. Jene ventrale Lage bahnt sich schon bei Crossopterygiern an und führt dann durch die Dipnoër zu den Verhältnissen der Amphibien.

Stets ist die laryngeale Muskulatur, in phylogenetischer Hinsicht auf den primitiven, unter dem Einfluss des N. vagus stehenden Konstriktor des Kopfdarmes zurückzuführen, während über die Herkunft der laryngealen Stützelemente noch keine Einigung erzielt ist. Sie treten zum erstenmal bei geschwänzten Amphibien auf, zeigen aber hier noch ein sehr primitives Verhalten. Die Trachea ist bei Amphibien in der Regel noch ausserordentlich kurz, bezw. noch gar nicht vorhanden, so dass man von der Glottis aus direkt in die Lungensäcke gerät. Eine von Knorpeln gestützte Trachea ist somit als ein sekundärer Erwerb zu betrachten, findet sich aber in dieser Form bereits bei gewissen Urodelen.

In der Reihe der Anuren erreicht die Kehlkopfmuskulatur sowie auch das Knorpelskelett eine höhere Ausbildung, und hier treten auch zum erstenmal schwingende Membranen auf, wodurch das erste Stimmorgan gebildet ist.

Von den Reptilien an ist der Typus des Säugetierkehlkopfes in seinen Grundzügen vorgezeichnet und, was bei Säugetieren neu hinzukommt, ist im wesentlichen nur die Cartilago thyreoidea und eine durch Knorpel gestützte, selbständige Epiglottis, sowie endlich eine ungleich reicher differenzierte Muskulatur.

Eine Sonderstellung nehmen die Vögel insofern ein, als ihr Stimmorgan in die Tiefe der Brust versenkt, d. h. an dem Übergang der Trachea in die Bronchien angebracht, und der obere, eigentliche Kehlkopf (im Sinne der übrigen Vertebraten) rudimentär und nur zu einem einfachen Luftweg geworden ist.

Was die Lunge selbst betrifft, so kommt sie keineswegs bei allen terrestrischen Tieren zu voller Ausbildung; sie hat vielmehr bei zahlreichen Urodelen eine Rückbildung bezw. einen gänzlichen Schwund erfahren, so dass sie in funktioneller Hinsicht durch eine Mund-, Rachen- und Hautatmung ersetzt wird.

In ihrer Form passt sich die Lunge, wie dies auch für andere Eingeweide, wie z. B. für die Leber, gilt, der Konfiguration des Körpers im allgemeinen an und stellt in ihrer primitivsten Form einen nach innen und aussen glattwandigen Sack mit weitem Lumen

Digitized by Google

und dünner Wand dar (manche Dipnoër und Urodelen). Bei Anuren und in viel weiterer Ausbildung bei Ophidiern entsteht durch einen vom centralen Lungenlumen ausgehenden, d. h. centrifugal gerichteten Sprossungs- oder Knospungsprozess, eine Zone randständiger, alveolenartiger Bildungen, welche in das bei höheren Formen immer mehr zunehmende bindegewebige Stroma der Wände eindringen und so eine stetige Vergrösserung der Respirationsfläche erzeugen.

Dieser an die Bildung einer Drüse erinnernde Prozess betätigt sich in der Reihe der Reptilien, zumal bei Cheloniern und Krokodiliern, noch in ungleich höherem Grade, insofern hier vom primären centralen Lumen („Stammbronchus") aus eine wechselnd grosse Zahl alveolenbesetzter Seitenbronchien auswachsen und das ganze Organ derart durchsetzen, dass schliesslich ein ausserordentlich kompliziertes System von blasen- und röhrenförmigen Hohlräumen zustande kommt. Dem eben angedeuteten Bauplan folgen auch die Blutgefässe, sowie das intrapulmonale Knorpelgewebe, und mit diesen Verhältnissen sehen wir bereits den Typus der Säugetierlunge angebahnt. Andererseits kann man sich vorstellen, wie dadurch, dass die Seitenbronchien zweiter, dritter etc. Ordnung miteinander kommunizieren, Bildungen entstehen, die man in der Vogellunge als Pfeifen (Parabronchia) bezeichnet

Eine weitere, schon bei Reptilien vorgebildete Eigentümlichkeit der Vogellunge bilden die in früher Embryonalzeit entstehenden Aussackungen des Organes, die sogenannten Luftsäcke. Diese dienen nicht sowohl zur Vergrösserung der Atemfläche, als vielmehr, nach der Art von Blasebälgen wirkend, zum Einsaugen, Aufspeichern und Auspressen der Luft, kurz, es handelt sich um einen Durchlüftungs- oder Ventilationsapparat.

Alles in allem erwogen ist also immer das vom Darm, bezw. von primären Lungensack aus wuchernde entodermale Epithel für das Zustandekommen des respiratorischen Höhlensystems als das aktive, treibende Prinzip zu betrachten. Diesem gegenüber verhält sich das bindegewebig-muskulöse Stroma rein passiv, so dass jene Bildungen, welche bronchipetal wachsende Septa oder Scheidewände vortäuschen, nur als solche Lungenbezirke gelten können, welche von den stets bronchifugal gerichteten Hohlsprossen nicht beeinflusst, sondern quasi als solide Randzonen derselben ausgespart werden.

Bei allen Wirbeltieren entwickelt sich das Kanalsystem innerhalb der Lunge in seiner ersten Anlage durch monopodiale, stets in kaudaler Richtung fortschreitende Verzweigung eines das ganze Organ durchziehenden Hauptkanales, des intrapulmonalen Bronchus (Mesobronchus, Stammbronchus), welcher eine direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus repräsentiert.

Das ganze Coelom der Wirbeltiere ist ausgekleidet von einer serösen Haut, an welcher man ein parietales Blatt, sowie viszerale, die verschiedenen Eingeweide umhüllende Blätter unterscheiden kann.

Auf dreierlei Art kann das Coelom nach aussen kommunizieren, 1. durch die Nephrostomen, 2. durch das Ostium abdominale des weiblichen Eileiters, und 3. durch die in der Nähe der Urogenital- resp. Analöffnung mündenden Pori abdominales. Letztere, welche paarig oder unpaar sein können, finden sich bei vielen Fischen und

Digitized by Google

Dipnoërn. Ob die bei Cheloniern und Krokodiliern vorkommenden Peritonealöffnungen damit verglichen werden dürfen, ist nicht sicher zu entscheiden.

Die Bedeutung der Abdominalporen ist noch keineswegs klar, und es lässt sich vorderhand nur behaupten, dass sie eine uralte, schon von den Vorfahren der Cyklostomen erworbene, wahrscheinlich zum Urogenitalsystem in Beziehung stehende Einrichtung darstellen.

H. Organe des Kreislaufes.

(Gefässsystem).

Die Organe des Kreislaufes, welche mesodermaler Abkunft sind, zerfallen in das **Herz**, die **Gefässe**, das **Blut** und die **Lymphe**.

Das Herz stellt das Centralorgan des Gefässsystems dar, besitzt muskulöse Wände, dient als Saug- und Druckpumpe und sorgt für die in regelmässiger Weise sich vollziehende Bewegung der ernährenden Flüssigkeit, d. h. des die Gefässe durchströmenden Blutes. Die Blutgefässe[1]) zerfallen in solche, welche ihren Inhalt in das Herz ergiessen (**Venen**) und in solche, die das Blut aus dem Herzen fortleiten (**Arterien**). Die letzteren führen in der Regel sauerstoffreiches (oxydiertes), helles, die ersteren kohlensäurereiches und mit anderen Stoffen der regressiven Metamorphose erfülltes, dunkles Blut. Allein diese Regel gilt nicht durchweg, insofern man dem allgemeinen Sprachgebrauch gemäss alle in das Herz mündenden Gefässe Venen und die aus demselben entspringenden Arterien nennt, mag der Inhalt derselben in chemischer Beziehung so oder so beschaffen sein.

Die Wand der Arterien ist im allgemeinen dicker, elastischer und viel reicher an glatten Muskelfasern, als diejenige der Venen, welche zum grossen Teil in ihren Wandungen gar keine muskulösen, sondern nur bindegewebige, beziehungsweise elastische Elemente führen. Was aber manche Venen vor den Arterien voraus haben, das sind Klappen, welche in das Gefässlumen einragend, mit ihrem freien Rand stets herzwärts gerichtet sind und so gegen die Rückstauung der Blutsäule wirken. Meist sind sie halbmondförmig gestaltet und so angeordnet, dass sich jeweils zwei gerade gegenüber liegen.

Die letzten feinsten Ausbreitungen der Gefässe nennt man **Haargefässe** oder **Kapillaren**. Ihre Wand besitzt eine echte Kontraktilität, welche in Gebilden begründet ist, die — analog der Anordnung der glatten Muskelfasern bei den grossen Gefässen — die endotheliale Kapillarwand ringförmig umgeben. Solche Gebilde sind verästigte, unter Nerveneinfluss stehende Muskelzellen, deren Körper zwar parallel zur Längsachse des Gefässes stehen, deren feine Ausläufer aber senkrecht davon ausstrahlen und die Gefässröhren umgürten, beziehungsweise fassreifenartig umklammern. Kurz,

[1]) Zwischen Blutgefässen und Nerven besteht eine unzweifelhafte topographische Abhängigkeit, in deren Grundursache wir vorderhand noch keinen befriedigenden Einblick besitzen, jedoch lässt sich so viel mit Gewissheit sagen, dass das Nervensystem als das phyletisch ältere für das ursprüngliche, bestimmende Moment erklärt werden darf.

Digitized by Google

es handelt sich bei der Kapillarkontraktion einer-, sowie bei der Kontraktion der grossen Gefässe andererseits um einen prinzipiell gleichen Vorgang. (Ch. Rouget, S. Mayer, E. Steinach und R. H. Kahn).

Während sich nun der Blutstrom in einem allseitig geschlossenen Röhrensystem bewegt, gilt dies nicht in derselben gesetzmässigen Weise für die **Lymphe.** Wohl ist dieselbe häufig genug ebenfalls an geschlossene Bahnen (**Lymphgefässe**) gebunden, allein sie erfüllt auch die verschiedensten Spalten, Lücken und Hohlräume des Körpers und durchtränkt alle Gewebe. Später wird dies in einem besonderen Kapitel noch genauer zu besprechen sein, für jetzt mag die Bemerkung genügen, dass die Lymphe des Wirbeltierkörpers einen doppelten Ursprung besitzt, nämlich in den Geweben (parenchymatöse Quelle) und im Darm (Chylusquelle).

Im Blute unterscheidet man 1. das Plasma und 2. Formelemente, die **Blut-** und **Lymphzellen.** Für die ersteren wird der Name „rote“[1]) Blutzellen (Erythrocyten) oder Blutkörperchen gebraucht. Sie sind als spezifisch respiratorische Zellen zu betrachten und haben mit den Lymphzellen denselben Ursprung, d. h. beide gehen im Bereich der Splanchnopleura aus kompakten Anlagen hervor, welche später durch Serum gelockert werden und in Zirkulation kommen. Synonyma für Lymphzellen sind: weisse oder farblose Blutzellen oder Blutkörperchen, Leukocyten, Lymphkörperchen, Phagocyten. Im Lymphplasma finden sich nur Lymphzellen[2]).

Ausser den Erythrocyten und Leukocyten kommt dem Blut noch ein drittes Formelement zu, nämlich die sogen. **Blutplättchen** (Thrombocyten). Sie bestehen aus flachen, blassen, farblosen Scheiben mit Kern und Protoplasma, sind amöboider Bewegung fähig und zeigen bei der Blutgerinnung eigenartige, charakteristische Veränderungen, welche die roten und farblosen Blutzellen nicht besitzen. Gleichwohl deutet Vieles darauf hin, dass sie als Abschnürungen roter und weisser Blutzellen zu betrachten sind.

Die roten Blutzellen der Fische[3]), Amphibien und Sauropsiden sind oval, bikonvex und haben einen Kern, welcher das ganze Leben hindurch persistiert.

Unter allen Mammalia besitzen nur die Tylopoden ovale (kernlose) Blutkörper, bei allen übrigen sind es kernlose, napf- oder glockenförmige Gebilde, die grosse Neigung haben bei der Abkühlung zu bikonkaven Scheiben zusammenzuschrumpfen[4]). An Körperstellen, wo eine Neubildung von roten Blutzellen das ganze Leben fortdauert, treten kernhaltige Blutzellen auf. Solche Bil-

[1]) Der Ausdruck „rote“ Blutkörperchen ist nicht zutreffend, da es sich um keine rote, sondern um eine blass-schwefelgelbe Farbe der Einzelzelle handelt.

[2]) Amphioxus besitzt nur weisse Blutkörperchen.

[3]) Nur die Cyklostomen machen mit ihren runden (kernhaltigen) Blutzellen eine Ausnahme.

[4]) Die Glockenform wurde von F. Weidenreich u. a. mit Sicherheit festgestellt; sie hängt mit dem Kernverlust zusammen, denn die unreifen, kernhaltigen Blutzellen stellen ganze Kugeln dar. Tritt der Kern aus, so sinkt die Zellmembran ein.

Digitized by Google

dungsstätten sind in erster Linie das Knochenmark[1]). Ob und inwieweit auch die Leber, die Lymphdrüsen und die Milz an der Bildung von Erythrocyten beteiligt sind, müssen künftige Untersuchungen zeigen.

Tabelle über die verschiedenen Grösse- und Zahlenverhältnisse der roten Blutkörperchen.

Amphiuma	75 μ	Salamandrinen .	25—37 μ
Proteus und Menobranchus	58 „	Schildkröten . .	24—26 „
Siren lac.	c. 60 „	Eidechse	15—16 „
Cryptobranchus . .	47 „	Anuren	22—25 „
Menopoma . . .	47—48 „	Fische	5—23 „
Protopterus . .	40—46 „	Vögel	12—15 „
Axolotl	44 „	Säugetiere . .	2,5—9—10 „

In einem Kubikmillimeter Blut besitzen:

Menopoma	138,600 Blutzellen
Frösche	229,000 „
Fische (Petromyzon)	362,889—500,000 „
Vögel	1,000.000—4,000,000 „
Säuger (verschiedene Gruppen)	3,000,000—18,000,000 „

Das **Herz** ist, wie früher bereits erwähnt, in einen Sack, den sogen. Herzbeutel (Pericardium) eingeschlossen. Derselbe ist von einer serösen Membran ausgekleidet, an der man ein parietales und ein viszerales Blatt unterscheiden kann (Fig. 325). Letzteres überzieht das Herz selbst, und zwischen beiden Blättern findet sich ein mehr oder weniger weiter, zum Teil von Flüssigkeit (Liquor pericardii) erfüllter Lymphraum (Cavum pericardii), der als ein Abkömmling des vorderen Abschnittes des Coeloms zu betrachten, in der Regel aber in postembryonaler Zeit gänzlich davon abgeschnürt ist; nur bei Selachiern stehen beide durch die Canales pericardiaco-peritoneales[2]) miteinander in Verbindung.

Die Entwickelung des Herzens ist eine ausserordentlich komplizierte. Die Anlage erfolgt sehr weit vorne im embryonalen Körper, unterhalb des Schlunddarmes, bezw. der Kopfdarmhöhle zwischen beiden Blättern des ventralen Mesenteriums, welches die beiden lateralen Coelomabschnitte der vorderen Rumpfregion (die beiden sogen. Parietalhöhlen, welche später die Perikardialhöhle liefern) unterhalb der Epithelwand des Darmes voneinander trennt. In dem daselbst auftretenden Spaltraum, d. h. im späteren Herzlumen, erscheint schon sehr frühzeitig ein Epithelbläschen, die Anlage des Endokards, über dessen Ursprung die Ansichten noch weit auseinandergehen (mesenchymatischer oder entodermaler Ursprung?).

---

[1]) Dies gilt für alle Vertebraten, bis zu den Fischen hinab. Überall spielt das Knochenmark bei der Blutbildung eine grosse Rolle, nebenher vermehren sich aber allerdings die Blutzellen, wenngleich in beschränkterem Masse, fortdauernd auch in jedem anderen Körperteil, gerade wie in embryonaler Zeit.

[2]) Dass Pericardium, Diaphragma und Pleuralräume bei den höheren Vertebraten genetisch in engstem Konnex miteinander stehen, wurde bereits im Kapitel über die Muskeln betont.

Digitized by Google

Die den Herzraum begrenzenden Blätter des Mesenteriums liefern das Myokard[1]) und das Perikard. Der über und unter dem Herzen liegende Teil des Mesenteriums stellt das Mesocardium dar. Das untere Mesokard wird rasch resorbiert, so dass sich das rechte parietale Coelom mit dem linken unter dem Herzen zur Bildung der einheitlichen Perikardialhöhle in Verbindung setzt (Arnold Lang)[2]).

So stimmt das Herz hinsichtlich seines Aufbaues im wesentlichen mit den grösseren Gefässen überein, an welchen man ebenfalls eine epitheliale Innen-, eine muskulöse und elastische Mittel- und eine bindegewebige, perivaskuläre Lymphräume einschliessende Aussenschicht unterscheiden kann. Diese drei Schichten werden auch kurzweg als **Intima, Media** und **Adventitia** bezeichnet.

In frühen Embryonalstadien der höheren Tiere, sowie zeitlebens bei niederen Vertebraten (grösster Teil der Anamnia), liegt das Herz, wie bereits erwähnt, in der vordersten Coelomregion, später aber — und dieser Vorgang besitzt ebenfalls wieder seine phylogenetische Parallele — finden mit der schärferen Herausbildung der einzelnen Körperregionen, wie namentlich eines Halses, mehr oder weniger bedeutende Wachstumsverschiebungen statt, wodurch das Herz mehr distal-, d. h. kaudalwärts zu liegen kommt.

Ursprünglich stellt also das Organ nur eine einfache Blut- oder Gefässröhre dar, und die propulsatorische Tätigkeit derselben erfolgt in frühen ontogenetischen Stadien rein peristaltisch. Später aber wird die anfänglich auf jede Zone in gleicher Weise verteilte Bewegung von bestimmten Abschnitten des Herzens besorgt. Das leitende Moment bei der Sonderung des Herzschlauches in einzelne Abschnitte geschieht nach dem Prinzip der Arbeitsteilung, und die Verschiedenheit der funktionellen Beanspruchung kommt im Aufbaue der Muskelwand der verschiedenen Abschnitte deutlich zum Ausdruck.

Die durch die Kontraktion der Muskelwand komprimierte Blutmenge übt nun auf das plastische Material der Endokardbildungen, indem sie an dieselben andrängt, einen gestaltenden Einfluss aus, und dies führt in der ganzen Vertebratenreihe zu einer immer weiteren

[1]) Das Myocardium besteht ursprünglich aus deutlich abgegrenzten Zellen, allein die Zellgrenzen, bezw. die Zellmembranen gehen während der Differenzierung der Muskel-Primitivfibrillen verloren, die Zellkörper fliessen zusammen und bilden so ein Syncytium. Dies gilt für alle Vertebraten. Beim Säugetierherz treten in relativ späten Entwickelungsperioden noch die Schaltstücke (oder „Treppen") auf, allein dieselben haben mit Zellgrenzen nichts zu schaffen. (Hinsichtlich der spezielleren Verhältnisse verweise ich auf die Arbeiten von M. Heidenhain und Boeke.)

[2]) Zu der obigen, in ganz allgemeinem Rahmen sich haltenden entwickelnngsgeschichtlichen Skizze sei noch folgendes bemerkt: Bei der ersten Anlage des Herzens sind zwei verschiedene Möglichkeiten zu unterscheiden. Während nämlich bei Selachiern, Ganoiden, Cyklostomen und Amphibien das Herz aus einer einheitlichen Anlage hervorgeht, nimmt es bei Teleostiern, Sauropsiden und Säugetieren aus zwei getrennten, ursprünglich weit voneinander abstehenden Hälften seine Entstehung. Bezüglich der genauen Details verweise ich auf die Lehrbücher über Entwickelnngsgeschichte und bemerke hier nur noch, dass die paarige Herzentstehung ihren Grund hat in einer Vermehrung des Dottermateriales, d. h. in einer Anpassung an gewisse Ernährungsverhältnisse in embryonaler Zeit, wie sie als sekundäre (cänogenetische) Erscheinung auch bei dotterreichen Eiern vieler Wirbelloser, z. B. Lumbriciden und Anthropoden, zu konstatieren sind.

Digitized by Google

Vervollkommnung der im Sinne einer geregelten Fortbewegung des Blutes funktionierenden Ventilapparate (Atrioventrikular- und Semilunarklappen (Greil).

So kommt es allmählich unter mannigfachen, ausserordentlich komplizierten Wachstumsprozessen und unter beharrlicher Dickezunahme der Muskelwand zu einem Zerfall des Herzens in zwei Abteilungen, die man als **Vorhof (Atrium)** und als **Hof (Ventrikel)** bezeichnet.

Jene Klappenvorrichtungen erlauben dem unter die Muskelpresse gelangenden Blut stets nur eine bestimmte, vom Atrium nach dem Ventrikel gehende Stromrichtung und verhindern jegliche Rückstauung. Aus dem Gesagten erhellt, dass das Atrium die für den Eintritt des Blutes bestimmte venöse, der Ventrikel die auf den Austritt des Blutes berechnete arterielle Herzabteilung darstellt.

Am venösen Ende bildet sich durch Vereinigung der zuführenden Körpervenen noch ein selbständig pulsierender Behälter, der sogenannte **Sinus venosus,** welcher sich anfangs mit sehr weiter Mündung in den Vorhof öffnet, später aber durch Vorwachsen der umgebenden Muskelfalten nur durch eine engere Pforte damit in Verbindung bleibt. Dabei legen sich die atriale und die Sinuswand eine Strecke weit aneinander, wodurch zwei scharf umrandete, ins atriale Lumen vorspringende Falten, die beiden Sinusklappen, entstehen.

Wie dies soeben vom Vorhof des Herzens ausgeführt wurde, so findet sich auch in der Fortsetzung des Ventrikelabschnittes noch eine besondere Bildung, der sogen. **Conus arteriosus** oder **Bulbus cordis** (in der Embryologie der Amnioten meist unzweckmässig als „Bulbus arteriosus" bezeichnet). Er besitzt als richtiger Herzabschnitt quergestreifte Muskulatur, und in seinem Innern finden sich in Längsreihen angeordnete Klappen, welche aus ursprünglichen Längswülsten hervorgegangen zu denken sind. An den Conus schliesst sich der Anfangsteil des arteriellen Gefässsystems als Truncus arteriosus mit glatter Muskulatur an. Auch er kann eine bulbusartige Anschwellung zeigen, die von dem Bulbus cordis wohl zu unterscheiden ist, und die, wie es scheint, ontogenetisch später zur Ausbildung kommt, als der Conus. Sie führt in ihrer Wand glatte Muskelfasern, welche von bindegewebigen und elastischen Elementen umsponnen werden (s. Teleostier). (Über die entwickelungsgeschichtlichen Vorgänge vergl. A. Greil.)

Der ursprünglich einheitliche, später aber in seinem distalen Abschnitt durch einwachsende Scheidewände mehrfach geteilte Truncus arteriosus verlängert sich in ein starkes arterielles Gefäss, die ventrale Aorta, und diese gibt rechts und links in symmetrischer Reihenfolge eine grössere Zahl von Querästen (Fig. 328 *Ab*) ab, welche je zwischen zwei Kiemenlöchern (*KL*) verlaufen, sich daselbst kapillär auflösen und sich jenseits derselben, nachdem sie zuvor Äste an den Kopf (Carotiden) abgegeben haben, jederseits zu einem Längsstamme (SS^1) vereinigen. Jene Queräste sind die **Vasa branchialia,** welche also je aus einem, venöses Blut führenden Vas afferens und einem arterielles Blut führenden Vas efferens bestehen. Speziell die Vasa efferentia sind es, die sich jederseits zu

Digitized by Google

den oben erwähnten Längsstämmen sammeln und mittelst letzterer weiterhin die rechte und linke Wurzel der dorsalen Aorta (Fig. 328 *A*), bilden. Diese erstreckt sich an der ventralen Seite der Wirbelsäule als ein mächtiger, unpaarer Gefäss-Stamm dem ganzen Rumpf entlang bis in die Schwanzspitze hinein und entsendet auf diesem ihrem Wege zahlreiche Äste zu den Körperwänden, den Eingeweiden und den Extremitäten. Auch erzeugt sie während der Embryonalzeit die hochwichtigen Arteriae vitellinae s. omphalo-mesentericae zum Dottersack, sowie (abgesehen von den Fischen und Dipnoërn) die Allantois-Arterien zum embryonalen Harnsack (Allantois).

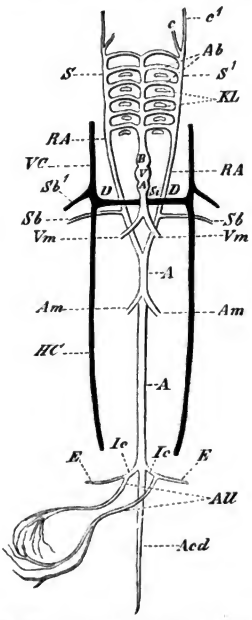


Fig. 328. Schematische Darstellung des embryonalen Gefässsystemes. Von den Venen sind nur die Kardinalvenen und die Ductus Cuvieri dargestellt. Die Portal-Systeme fehlen. *A* Atrium, *A*, *A* Aorta abdominalis, *Acd* Arteria caudalis, *All* Allantoisarterien (Art. hypogastricae), *Am* Arteriae omphalo-mesentericae, *B* Bulbus arteriosus, *c*, *c*¹ die Karotiden, *E*, *E* Arterie iliacae externae, *Ic*, *Ic* Arteria iliaca communis, *KL* Kiemenlöcher, *RA*, *RA* Radix dextra et sinistra Aortae, welche mittelst der Sammelgefässe *S*, *S*¹ aus den Branchialgefässen *Ab*, deren Kapillarität nicht dargestellt ist, hervorgehen, *Sb* Arteria subclavia, *Si* Sinus venosus, *V* Ventrikel, *Vm* Venae omphalo-mesentericae, *VC*, *HC* vordere und hintere Kardinalvenen, die bei *Sb*¹ die Vena subclavia aufnehmen und dann in die Ductus Cuvieri *D*, *D* konfluieren.

Die Arteriae omphalo-mesentericae breiten sich an der Oberfläche des Dottersackes aus und vermitteln die Respiration, indem das durch den Gasaustausch mit dem umgebenden Medium gereinigte Blut auf dem Wege der Venae omphalo-mesentericae zum Embryo zurückkehrt. Letztere verbinden sich mit den Allantoisvenen, sowie mit den Venen des Darmkanales und führen so eventuell zur Bildung einer Vena portarum hepatis, welche sich innerhalb der Leber in ein Kapillarnetz auflöst.

Aus der Vereinigung dieser venösen Leberkapillaren entstehen dann wieder grössere Bahnen, welche zu den aus der Leber austretenden Venae hepaticae führen, und diese endlich ergiessen sich in den Sinus venosus cordis. In diesen mündet auch von jeder Seite der Ductus Cuvieri, welcher aus dem Zusammenfluss der vorderen und hinteren Kardinalvenen [1]), die das venöse Blut aus dem gesamten Körper, abgesehen vom Darmkanal, sammeln, besteht. Die

[1]) Die vordere Kardinalvene heisst auch V. jugularis.

Digitized by Google

Kaudalvene, welche direkt unter dem kaudalen Abschnitt der Aorta (A. caudalis) liegt, kann, wenn auch in der Regel nur in-

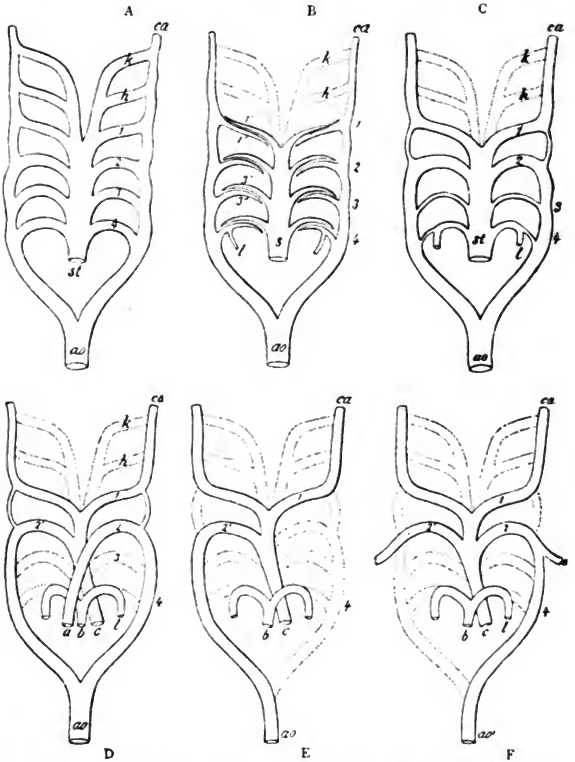


Fig. 329. Schema der Arterienbogen verschiedener Wirbeltiere. Nach Boas. **A** Embryonales Ausgangsstadium, **B** Fisch, **C** Urodel, **D** Reptil (Eidechse), **E** Vogel, **F** Säugetier. Die später wieder schwindenden Teile sind punktiert. *a*, *b*, *c* die Gefäße, in welche sich der ventrale Arterienstamm bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren teilt, *ao* dorsale Aorta, *ca* Karotis, *k* und *h* die zwei ersten (vordersten) embryonalen Bögen, welche fast stets wieder schwinden, *l* Arteria pulmonalis, *s* (in **F**) linke Arteria subclavia, *s* (in **B**) und *st* (in **C**) ventrale Aorta, *1*—*4* die vier weiter hinten liegenden Bögen, 1^1—3^1 erste und dritte Arteria branchialis afferens, 1^{11} und 3^{11} die entsprechenden Arteriae branchiales efferentes, *2* in **D** und **F** zweiter Bogen der linken Seite, 2^1 in **D**, **E** und **F** zweiter Bogen der rechten Seite.

Digitized by Google

direkt, durch ein Nierenpfortader-System mit den hinteren Kardinalvenen verbunden sein (vergl. die später folgenden Abbildungen des venösen Sytems).

Die weitere Entwickelung des Embryos kann auf folgende drei verschiedene Weisen vor sich gehen:

1. Der Embryo verlässt das Ei und beginnt ein Wasserleben (Anamnia), wobei ausschliesslich der Kiemenkreislauf für die Erneuerung des Blutes, d. h. für die Respiration sorgt, und die Allantois, falls es sich um Amphibien handelt, in ihrer Gesamtheit zur Harnblase wird.

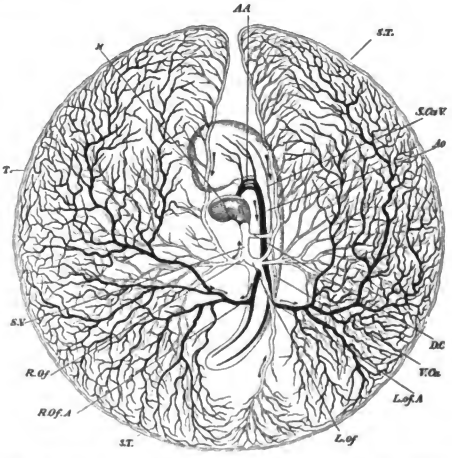


Fig. 330. Schema des Gefässsystems des Dottersackes vom Hühnchen am Ende des dritten Brüttages. Nach Balfour. *AA* zweiter, dritter und vierter Aortenbogen; der erste ist in seinem Mittelstück obliteriert, setzt sich aber von seinem proximalen Ende aus in die äussere, von seinem distalen Ende aus in die innere Karotis fort, *AO* Rückenaorta, *DC* Ductus Cuvieri, *H* Herz, *L.Of.A* linke Dotterarterie, *L.Of* linke, *R.Of* rechte Dottervene, *R.Of.A* rechte Dotterarterie, *S.T* Sinus terminalis, *S.Ca.V* obere, *V.Ca* untere Kardinalvene, *SV* Sinus venosus. Die Venen sind in doppelten Konturen angegeben, die Arterien schwarz. Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt.

2. Bei den Amnioten erfahren mit der sich herausbildenden Luft- (Lungen-) Atmung die Kiemengefässe eine Modifikation, resp. Reduktion, und dasselbe gilt für die Allantois, welche sich sogar gänzlich zurückbilden und schwinden kann [gewisse Reptilien, alle Vögel (vergl. das Harnsystem)].

3. Die dritte, ebenfalls die Amnioten betreffende Möglichkeit endlich ist die, dass der Embryo noch längere Zeit ein intrauterines

Digitized by Google

Leben führt; und dass seine Allantoisgefässe, unter Bildung der sogenannten **Chorionzotten,** in die Uteruswand einwuchern, um dort die innigsten, auf den Gasaustausch und auf die fetale Ernährung berechneten Beziehungen zu dem mütterlichen Gefässsystem zu gewinnen. Kurz, es kommt zur Bildung eines **Placentarkreislaufes.**

Mit der Herausbildung der Lungenatmung treten an dem anfangs so einfach gestalteten Herz tief eingreifende Veränderungen auf, die aber schliesslich alle darauf hinauslaufen, dass die ursprünglichen zwei Abteilungen eine Trennung in zwei weitere Abschnitte,

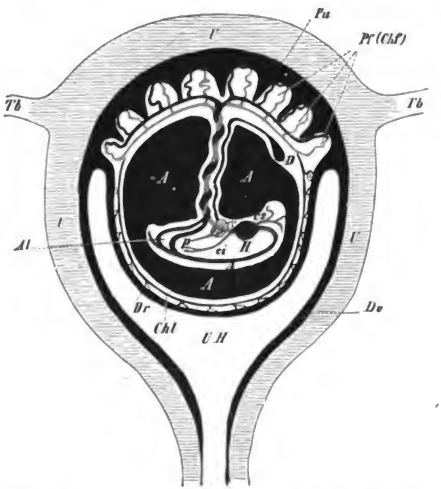


Fig. 331. Schematisches Durchschnittsbild durch den schwangeren Uterus des Menschen. *A, A* die von einer Flüssigkeit erfüllte Höhle des Amnion. Innerhalb befindet sich der an der Nabelschnur hängende Embryo. *Al* Allantoisarterien (Art. umbilicalis), *Ao* Aorta, *Chl* Chorion laeve, *ci* und *cs* Vena cava inferior und superior, *D* das rudimentäre Dotterbläschen, *Dr* Decidua reflexa, *Dv* Decidua vera, welche bei *Pu* zur Placenta uterina wird, *H* Herz, *p* Vena portarum, *Pf* Placenta fetalis (Chorion frondosum), *Tb, Tb* Tuben, *U* Uterus, *UH* Uterushöhle, † die von der Vena umbilicalis durchsetzte Leber.

nämlich noch in ein Atrium und noch einen Ventrikel, erfahren, kurz, dass es zur Vierteilung des Herzens kommt. Zugleich werden der Sinus venosus und der Conus arteriosus mehr oder weniger in den rechten Vorhof, resp. rechten Ventrikel mit einbezogen. Man kann also nun eine **rechte Herzhälfte,** welche nur venöses, und eine **linke,** welche nur arterielles Blut führt, unterscheiden, und es ist die Möglichkeit gegeben, dass das durch ein neu entstandenes Gefäss (**Art. pulmonalis**) aus dem rechten Ventrikel in die Lungen geworfene, venöse Blut, nachdem es hier oxydiert

Digitized by Google

worden ist, durch besondere Bahnen (**Venae pulmonales**) wieder zum Herzen, und zwar zur linken Hälfte desselben, zurückkehren kann, um dann erst von hier aus durch die **Aorta** in den Körperkreislauf zu gelangen.

Weder bei Sauropsiden, noch bei Mammalia funktionieren, wie schon früher betont wurde, die Kiemengefässe zu irgend einer Entwickelungsperiode als solche; dagegen werden sie, soweit sie persistieren, zu wichtigen Gefässstämmen des Kopfes und Halses (Karotiden), der vorderen Gliedmassen (Aa. subclavia) und der Lungen (A. pulmonalis). Ferner stehen sie in allernächster Beziehung zur Bildung der Aortenwurzeln, von welchen sich beide oder nur eine erhalten können (Fig. 329).

Die ursprüngliche Zahl der arteriellen Kiemenbogen ist sechs, wovon die vordersten zwei, welche im Bereich des mandibularen, resp. hyoidealen Bogens liegen schon in der Embryonalzeit fast immer wieder verschwinden. Bei caducibranchiaten Amphibien (inkl. Anuren) und bei den Amnioten verschwindet auch wieder der fünfte Arterienbogen, während der dritte zum Karotidenbogen wird. Aus dem vierten gehen beiderseits (Amphibien, Reptilien) oder nur auf einer Seite (Vögel, Säuger) der Aortenbogen, und aus dem sechsten die Lungenarterie (A. pulmonalis) hervor.

Von den Dipnoërn an aufwärts werden die hinteren Kardinalvenen in funktioneller Beziehung mehr oder weniger vollständig durch ein grosses, unpaares Gefäss, die hintere Hohlvene (V. cava posterior), ersetzt. Sie öffnet sich unabhängig von andern Gefässen in den rechten Vorhof (vergl. später den venösen Kreislauf).

Das Herz und seine Gefässe.

Fische[1]).

Während dem Amphioxus ein differenziertes Herz, im Sinne der übrigen Vertebraten, abgeht, ist es bei den übrigen Fischen[2]) gut entwickelt und liegt weit vorne in der Rumpfhöhle, gleich hinter dem Kopf. Stets ist es nach einem und demselben Grundtypus gebaut, wie ich ihn oben geschildert habe. Man unterscheidet also eine Kammer (Fig. 332 **A**, *V*) und eine Vorkammer, welch letztere aus einem Sinus venosus das Blut aufnimmt und sich seitlich zu den sogenannten Herzohren (Auriculae cordis) ausbuchtet (Fig. 332 *A*, *a*, *a*). Entsprechend der verschiedenen physiologischen Aufgaben der beiden Abteilungen besitzt der Vorhof eine schwächere, der Ventrikel dagegen durchweg eine stärkere, nach innen netzartig, oder auch mit grösseren Balken (Trabeculae cordis), vorspringende

[1]) Bezüglich der eigenen Gefässe des Wirbeltier-Herzens, welche aus den Vasa efferentia der Kiemengefässe, bezw. aus der Aorta stammen, will ich nur bemerken, dass sie sich bei sämtlichen Hauptgruppen der Wirbeltiere finden. Im Speziellen existieren viele Verschiedenheiten, sowohl nach ihrem Ursprung als nach ihrem Verlauf und ihrer Verteilung auf die einzelnen Herzabschnitte (vergl. die Arbeit von A. Banchi und D. Carazzi).

[2]) Über das Herz der Cyklostomen vergl. L. Vialleton.

Digitized by Google

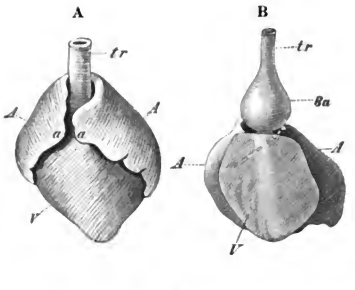


Fig. 332.

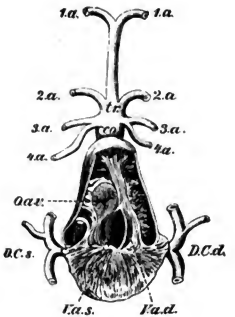


Fig. 333.

Fig. 332. Verschiedene Fischherzen. A vom Hammerhai, B vom Wels (Silurus glanis). *A*, *A* Atrium, *a*, *a* Auriculae cordis, *Ba* Bulbus arteriosus, *tr* Truncus arteriosus, *V* Ventrikel.

Fig. 333. Herz von Acanthias vulgaris von hinten. Natürliche Grösse. Nach C. Rose. Der obere Vorhofsteil ist abgelöst und zurückgeschlagen, um den Einblick ins Innere desselben zu gewähren. *Co* Conus arteriosus, *D.C.d* Ductus Cuvieri dexter, *D.C.s* Ductus Cuvieri sinister, *O.a.v* Ostium atrio-ventriculare commune, *tr* Truncus arteriosus, *V.a.d* und *V.a.s* rechte und linke Sinusklappe, *1.a*, *2.a*, *3.a*, *4.a* 1., 2, 3., 4. Kiemenarterien.

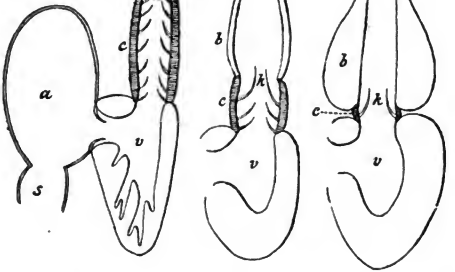


Fig. 334. Schematischer Längsschnitt durch das Herz verschiedener Fische. Nach Boas. A Fisch mit gut entwickeltem Conus arteriosus (Selachier), B Amia, C Teleostier. In B und C sind der Sinus venosus und das Atrium nicht angedeutet. *a* Atrium, *b* Bulbus arteriosus, *c* Conus arteriosus, *k* Klappen, *s* Sinus venosus, *t* ventrale Aorta, *v* Ventrikel.

Digitized by Google

Muskulatur, eine Einrichtung, die für die ganze Tierreihe gilt (Fig. 333).

An der Verbindungsstelle zwischen Kammer und Vorkammer, am sogenannten Ostium atrio-ventriculare, findet sich ein Klappenapparat (Valvulae atrio-ventriculares), der ursprünglich aus zwei Klappen besteht. Dieselben können sich aber weiterhin noch teilen.

Zahlreiche, in Reihen angeordnete Klappen existieren in dem muskulösen Bulbus cordis (s. Conus arteriosus). Am zahlreichsten finden sie sich bei Selachiern und Ganoiden, allein es macht sich bei den am meisten rückwärts, also gegen den Ventrikel zu, liegenden Klappen bereits da und dort das Bestreben geltend, einen Reduktionsprozess einzugehen. Nur die vorderste Klappenreihe wird hiervon nicht ergriffen, und diese ist es denn auch, welche der einzigen, zwischen Ventrikel und Bulbus arteriosus liegenden Klappenreihe der Teleostier entspricht. Hand in Hand damit kann auch der Bulbus cordis der Teleostier eine mehr oder weniger starke Rückbildung erfahren, bezw. (bei ausgewachsenen Exemplaren) in den Ventrikel mit hineinbezogen sein, so dass er häufig direkt an den Ventrikel stösst (Fig. 334 C).

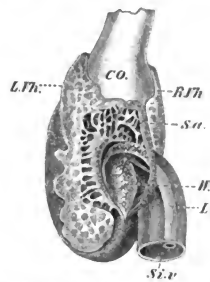


Fig. 335. Herz von Protopterus annectens. Ansicht von der linken Seite. Ein Teil der Vorhofswand ist entfernt. Natürliche Grösse. Nach C. Rösе. Man sieht den fibrösen Wulst *W*; ferner die beiden Lungenvenenklappen, von denen die rechte sehr gross, die linke ziemlich unbedeutend und unter der ersten verborgen ist. *Co.* Conus arteriosus, *Lv.* Lungenvene, welche anfangs auf der Dorsalseite der Lebervene verläuft, dann aber in der Wand des Sinus venosus förmlich einsinkt, so dass sie, wie dies aus der Figur ersichtlich ist, innerhalb desselben zu liegen kommt, *L.Vh* und *R.Vh* linker und rechter Vorhof, *S.a.* Septum atriorum, *S.v.* Sinus venosus.

Das Herz der Fische führt nur venöses Blut und schickt dieses durch die Kiemenarterien in die Kiemenkapillaren, von wo es, nachdem die Oxydation stattgefunden hat, durch die Vasa efferentia („Kiemenvenen") wieder ausgeführt wird, um endlich von hier aus in die Aortenwurzeln zu gelangen.

Dipnoi.

Auch bei den Dipnoërn liegt das Herz weit vorne im Coelom, gegen den Kopf zu, allein es zeigt entsprechend der hier neben der Lungenatmung bestehenden Kiemenatmung schon eine höhere, zwischen die Fische (Selachier) und Amphibien eingeschobene Entwickelungsstufe. In Anpassung an diese Verhältnisse zerfällt das Atrium durch das Auftreten eines Septums in zwei Abteilungen, und dies gilt in einer gewissen Ausdehnung auch für den Ventrikel, insofern sich ein von der Sinusmündung in den Vorhof einragender, faserknorpeliger Wulst auch noch in den Ventrikelraum hineinerstreckt, allwo er sich mit den muskulösen Wänden durch fächerförmig angeordnete Muskelfasern in Verbindung setzt. Offenbar fungiert dieser Apparat an Stelle der fehlenden Atrioventrikularklappen.

Digitized by Google

Der Sinus venosus kommt von den Dipnoërn an bei allen ein Septum atriorum besitzenden Wirbeltieren stets rechts von diesem zu liegen, mündet also in den rechten Vorhof.

Der sekundär verkürzte Bulbus cordis ist spiralig gedreht, besitzt bei Ceratodus acht Querreihen von Klappen und beginnt sich, in Anpassung an die Lungenatmung, ebenfalls in zwei Abteilungen zu

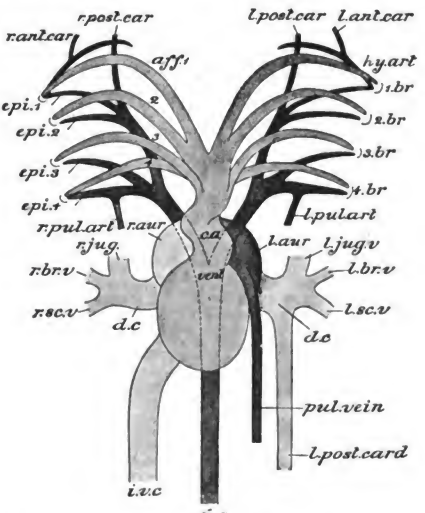


Fig. 336. Schematische Darstellung des Herzens und der grossen Blutgefässe von Ceratodus Forsteri. Ventrale Seite. Aus Parker und Haswell's „Zoologie", nach Baldwin Spencer. *aff.1, 2, 3, 4* Aa. branchiales afferentes, *1.br, 2.br, 3.br, 4.br* Stelle der Kiemen, *c.a* Conus arteriosus, *d.a* dorsale Aorta, *d.c* Ductus Cuvieri, *epi.1, epi.2, epi.3, epi.4* Vv. branchiales efferentes, *hy art.* A. hyoidea, *i.v.c* V. cava posterior, *l.ant.car* linke vordere Karotis, *l.aur* linkes Herzohr (Atrium), *l.br.v* linke V. brachialis, *l.jug.v* linke Jugularvene, *l.post.car* linke hintere Karotis, *l.post.card* linke hintere Kardinalvene, *l.pul.art* linke A. pulmonalis, *l.sc.v* linke V. subscapularis, *r.ant.car* rechte vordere Karotis, *r.aur* rechtes Herzohr (Atrium), *r.br.v* rechte V. brachialis, *r.jug.v* rechte V. jugularis, *r.post.car* rechte hintere Karotis, *r.pul.art* rechte A. pulmonalis, *r.sc.v* rechte V. subscapularis, *vent* Ventrikel.

trennen. Dies ist bei Protopterus vollends erreicht, so dass also hier zwei Blutströme, ein wesentlich arterieller und ein wesentlich venöser, nebeneinander hergehen (Fig. 336). Ersterer führt das Lungenvenenblut, welches von dem linken Atrium in die linke Abteilung des Ventrikels und von hier in die beiden vordersten Kiemenarterien eingetrieben wird (Fig. 336). Der venöse Strom dagegen stammt aus der rechten Abteilung des Ventrikels und ge-

Digitized by Google

langt, nachdem das Blut in der dritten und vierten Kiemenarterie durchgeatmet ist, durch die entsprechenden Kiemenvenen in die Aortenwurzeln.

Die paarige Arteria pulmonalis entspringt von dem IV. Vas branchiale efferens (IV. Kiemenvene) bei Ceratodus (Fig. 336) und von der Aortenwurzel bei Protopterus und Lepidosiren. Diejenige der rechten Seite ist für die dorsale, diejenige der linken Seite für die ventrale Fläche der Lunge bestimmt.

Die zwei Lungenvenen vereinigen sich zu einem unpaaren Stamm, welcher sich mit seinem Ende derart in den Sinus venosus einsenkt, dass seine Wände in Form von zwei klappenartigen Vorsprüngen in das Atrium hineinragen[1]). So wird das Blut noch einmal gereinigt, bevor es in den linken Ventrikel gelangt, kurz sowohl nach Bau als nach Entwickelung nähert sich das Ceratodusherz sehr bedeutend dem der Amphibien und namentlich dem der Urodelen.

Amphibien.

Mit Ausnahme der Gymnophionen, wo das Herz weit nach hinten gerückt erscheint, finden wir es bei allen übrigen Amphibien noch sehr weit vorne im Thorax, ventral von den ersten Wirbeln, gelagert.

Das Septum atriorum ist ausgebildet, allein bei Urodelen und Gymnophionen ist es mehr oder weniger durchlöchert, während es bei Anuren stets solid ist. Bei keinem Amphibium aber scheidet das Septum die Atrien vollständig. Es endigt scharfbogig über dem Ostium atrio-ventriculare, welches vom Septum gleichsam überbrückt wird. Die beiden Pfeiler jenes Brückenbogens verbinden sich mit den beiden Atrioventrikularklappen, welche stets wohl entwickelt sind. Bei Urodelen stehen sie schief von links hinten nach rechts vorne, bei den Anuren dagegen genau quer, so dass man eine vordere ventrale und eine hintere dorsale Klappe unterscheiden kann. Sie sind durch sehnige und zum Teil durch muskulöse Fäden an die Herzwand befestigt.

Weder bei Anuren noch bei Urodelen besteht ein durchgehendes Septum ventriculorum, dagegen wird der Ventrikelraum durch zahlreiche Muskellamellen und -balken in eine grosse Anzahl kleiner, untereinander kommunizierender Räume zerlegt, so dass er einen schwammigen, vielhöhligen Bau erhält. Nur an der Ventrikelbasis existiert ein kleiner einheitlicher Raum. Jene schwammige Struktur verhindert die Mischung der beiden Blutarten wenigstens bis zu einem gewissen Grade.

Was die äussere Form des Ventrikels betrifft, so ist sie meistens eine gedrungene, und nur bei Amphiuma, Proteus und den Gymnophionen streckt sie sich mehr in die Länge. Wie beim Selachier-, Ganoiden- und Dipnoërherzen, so schliesst sich

[1]) Die eine und zwar die grössere dieser Klappen, sowie der oben erwähnte, in das Atrium sowohl wie in den Ventrikel einragende faserknorpelige Wulst haben an der Scheidung des Vorhofs der Dipnoër den Hauptanteil; das eigentliche Vorhofsseptum tritt dagegen sehr in den Hintergrund. Prinzipiell aber ist dasselbe von höchster Wichtigkeit, weil die feinere Entwickelung des Herzens bei höheren Formen gerade daran anknüpft, während der fibröse Wulst und die Klappen der Lungenvene nicht fortvererbt werden.

Digitized by Google

auch bei den Amphibien nach vorne zu an den Ventrikel ein Bulbus cordis und weiterhin ein Truncus arteriosus. Ersterer ist bei typischer Entwickelung spiralig gedreht, besitzt an jedem Ende eine Querreihe von Klappen und zeigt eine ins Lumen vorspringende Spiralfalte, welche aus verschmolzenen Klappen hervorgegangen zu denken ist. Dies gilt z. B. für Axolotl, Amblystoma, Salamandra, Amphiuma und Siren. Bei anderen (Menobranchus, Proteus, Gymnophionen etc.) finden sich Rückbildungen, die sich in einer Streckung des Bulbus, Schwund der Spiralfalte und der einen Klappenreihe äussern.

Der Truncus arteriosus der Urodelen[1]) enthält in seinem (proximalen) Anfangsteil einen einheitlichen, ungeteilten Hohlraum,

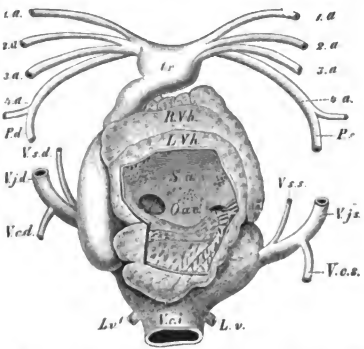


Fig. 337. Herz von Cryptobranchus japonicus. Ventralansicht. Natürliche Grösse. Nach C. Röse. Die vordere Wand des linken Vorhofs ist entfernt. Man sieht das Septum atriorum (*S.a*) von vielen kleinen Löchern durchbohrt, besonders links oben, ferner sehr schön die Mündung der Lungenvene und das Ostium atrio-ventriculare (*O.av*). *L.v*, *Lv'* Die beiden Lungenvenen, welche in das linke Atrium (rechts von *O.av*) durch eine einzige Öffnung münden. *L.Vh*, *R.Vh* Linkes und rechtes Atrium, *P.d* und *P.s* Linke und rechte Pulmonar-Arterie, *tr* Truncus arteriosus, *V.c.d* und *V.c.s* Vena cardinalis posterior dextra et sinistra, *V.c.i* Vena cava inferior, *V.j.d* und *V.j.s* Vena jugularis dextra et sinistra, *V.s.d* und *V.s.s* Vena subclavia dextra et sinistra, *1a—4a* die vier Arterienbogen.

der im weiteren Verlauf zunächst durch ein Septum horizontale in das dorsale Cavum pulmonale und das ventrale Cavum aorticum zerfällt. Durch weitere Scheidewandbildungen differenziert sich das distale Truncusende in Räume, die sich in die Karotiden und Aorten fortsetzen.

[1]) Am Aufbau der Wandung des Truncus beteiligen sich zwei, durch lockeres Bindegewebe miteinander verbundene Schichten, eine innere und eine äussere. Erstere, welche aus glatten Muskelelementen und elastischen Fasern besteht, repräsentiert die eigentliche Gefässwand des Tr. arteriosus, die äussere Schicht besteht aus quergestreiften Herzmuskelfasern Sie bildet mit dem Myokard ein Kontinuum und reicht bis an das distale Ende des Truncus arteriosus, ventral und dorsal bis an die Umschlagsstelle des Perikardiums (A. Greil). (Vergl. auch das Kapitel über die Lymphherzen.)

Digitized by Google

Bei Anuren erstreckt sich die im Truncus liegende Falte (Septum horizontale) soweit nach hinten, dass gar kein ungeteilter Raum im Truncus mehr existiert. Die Folge davon ist, dass die respiratorischen Arterien stärker venöses Blut erhalten als die Körperarterien.

Was den Sinus venosus betrifft, so rückt er bei Amphibien noch weiter an der Hinterfläche des Vorhofs hinauf. Die Sinusmündung ist von zwei typischen Klappen begrenzt.

Von unten her mündet die V. cava inferior in den Sinus venosus ein, und jene nimmt die Lebervenen (durch eine Haupt- und Nebenmündung) auf[1]).

Die zwei Venae cavae superiores münden in den Sinus mit getrennten Öffnungen.

Bei allen Urodelen existiert eine aus zwei Teilästen entstandene Vena pulmonalis, deren Stamm bald frei (Salamandrinen), bald mit der unteren Hohlvene, resp. dem Sinus venosus (Derotremen, Axolotl) verwachsen getroffen wird. Ähnlich verhält es sich bei Anuren, wo der Endstamm ebenfalls stets einheitlich, wenn auch zuweilen sehr kurz ist[2]).

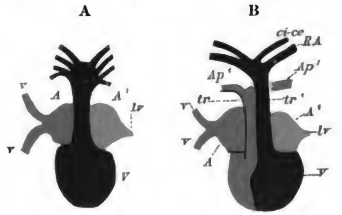


Fig. 338. A und B. Schema der Blutverteilung im Urodelen- und Anurenherzen. *A* Rechtes —, *A*¹ linkes Atrium, *lv*, *lv* bedeuten die Lungenvenen, *tr* Truncus arteriosus, bei Anuren in zwei Abteilungen *tr*, *tr*¹ getrennt. Durch *tr* fliesst rein venöses Blut in die Lungenarterien *Ap Ap*¹, durch die Abteilung *tr*¹ aber strömt gemischtes Blut in die Karotiden *ci* und *ce*, sowie in die Wurzeln der Aorta *RA*; *V* Ventrikel, *v v* die in das rechte Atrium einmündenden Körpervenen.

Das Herz der lungenlosen Urodelen gleicht in seinem äusseren Verhalten völlig demjenigen von Salamandra maculosa, bei genauerer Untersuchung wird man aber gewahr, dass eine Vena pulmonalis spurlos fehlt, und dasselbe gilt auch für das Septum atriorum. Die Klappe zwischen Sinus und Atrium ist, wie bei Salamandra, gut entwickelt; sie ist aber an der linken atrialen Wand befestigt und nimmt auf Grund des mangelnden Septums ihre Richtung gegen das Ostium atrio-ventriculare, wo sie sich anheftet. Das Verhalten des Bulbus cordis weicht von demjenigen bei Salamandra nicht ab und auch die Arteria pulmonalis bleibt in Kraft, wenn auch ihre Ursprungsverhältnisse (am Ductus Botalli) eine Änderung erfahren haben. — Daraus, dass bei lungenlosen Sala-

[1]) Über eigene Gefässe des Herzens ist bei Anuren bis dato nichts Sicheres bekannt; bei Cryptobranchus japon. sind eigene Herzvenen nachgewiesen.

[2]) Hier wie dort handelt es sich um eine schiefe Einmündungsweise in den Vorhof, und darin liegt ein Ersatz für die fehlenden Klappen (im Gegensatz zu den Dipnoërn), da durch die Vorhofssystole bei Amphibien die Wandungen der Vene einfach aufeinandergepresst werden, wodurch der Rückfluss des Blutes verhindert wird. — Diese schiefe Einmündung behält die Lungenvene von nun an immer bei.

Digitized by Google

mandern das Septum fehlt, erhellt somit deutlich genug, dass hier seine Funktion, welche bei lungenatmenden Urodelen in einer Scheidung des venösen und arteriellen Blutes besteht, unnötig geworden ist. Wenn aber bei lungenatmenden Salamandern eine solche Scheidung besteht, so wäre ja der Effekt illusorisch, wenn es, wie man bisher annahm, im Ventrikelraum nachträglich doch zu einer Mischung kommen sollte. Auf Grund dessen ist wohl auch dem spongiösen Ventrikelseptum eine viel bedeutendere Fähigkeit, die beiden Blutströme zu trennen, zuzuschreiben, als man dies bisher getan hat. Dadurch würde sich also Salamandra den Anuren viel mehr nähern, als man gewöhnlich anzunehmen pflegt.

Zur Bestätigung fehlen aber noch genauere Studien über das Verhalten des Bulbus und Truncus des Salamanderherzens zu der Richtung der beiden Blutströme.

Wie bei Dipnoërn, so funktionieren auch bei Amphibienlarven von den ursprünglich angelegten sechs Kiemenarterien jederseits die vier hinteren. Sie verhalten sich bei der, einen guten Typus darstellenden Larve von Salamandra folgendermassen:

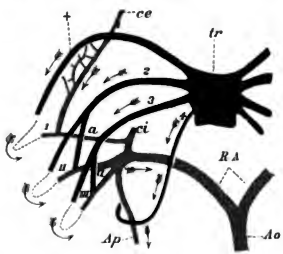


Fig. 339. Die Arterienbögen einer Salamanderlarve, leicht schematisiert. Nach J. E. V. Boas. *a, a* Direkte Anastomosen zwischen der zweiten und dritten Kiemenarterie und Kiemenvene, *AO* Aorta, *ce, ci* Carotis externa und interna, *I—III* die entsprechenden Venen, *RA* Radix Aortae, *tr* Truncus arteriosus, *1—4* die vier Kiemenarterien, wovon sich die vierte mit der Arteria pulmonalis (*Ap*) verbindet, † netzförmige Anastomosen zwischen der Carotis externa und der ersten Kiemenarterie („Karotislabyrinth"). Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstromes an.

Die vordersten drei begeben sich zu ebenso vielen äusseren Kiemenbüscheln, wo sie sich kapillär auflösen (Fig. 339, 1, 2, 3). Aus dieser Kapillarität gehen drei Kiemenvenen (*I—III*) hervor, welche sich dorsalwärts wenden, um hier zusammenzufliessen und jederseits die Aortenwurzel (*RA*) zu bilden. Die vierte (schwächere) Kiemenarterie geht zu keiner Kieme, sondern zu der aus der dritten Kiemenvene entspringenden Arteria pulmonalis (Fig. 339, 4, *AP*). Letztere führt also weit mehr arterielles als venöses Blut, und so wird die Lunge der Salamanderlarve ähnlich wie eine Schwimmblase sich verhalten und keiner respiratorischen Funktion fähig sein.

Aus der ersten Kiemenvene entspringt medianwärts die Carotis interna (*ci*), lateralwärts die Carotis externa (*ce*).

Letztere ist in ihrem Laufe nach vorwärts durch netzartige Anastomosen (†) mit der benachbarten ersten Kiemenvene (1) verbunden, und aus jenen Anastomosen geht später die als accessorisches Herz fungierende sogen. Karotidendrüse[1]) (Labyrinth. carotic., Zimmermann) des erwachsenen Salamanders hervor.

[1]) Beim erwachsenen Tier verliert die „Karotisdrüse" ihren Charakter als Rete mirabile und besteht nur aus einem muskulösen Bläschen, von dessen Wänden Septa

Digitized by Google

Gegen das Ende der Larvenperiode prävaliert die zweite Kiemenvene bedeutend an Stärke, und auch der vierte Arterienbogen ist stärker geworden. Dieser liefert nun, unter gleichzeitiger Reduktion der Anastomose mit der dritten Kiemenvene, die Hauptmasse des Blutes für die Lungenarterie, d. h. jenes ist nun weit mehr venös als arteriell. Zuletzt sistiert die Kiemenatmung, und die Folge davon ist, dass die Anastomosen der Gefässbögen nicht mehr durch Kapillarität, sondern direkt erfolgen (Fig. 340, 2, 3, 4). Schliesslich löst sich die Verbindung zwischen dem ersten und zweiten Gefässbogen, und während jener zum Karotidensystem und dieser zur ausserordentlich starken Aortenwurzel wird (Fig. 340, *ce*, *ci*, *RA*), bleibt zeitlebens eine Anastomose (Fig. 340 †) zwischen dem zur starken Arteria pulmonalis werdenden vierten und dem zweiten, resp. dritten Gefässbogen bestehen. Dies ist der Ductus arteriosus (Botalli).

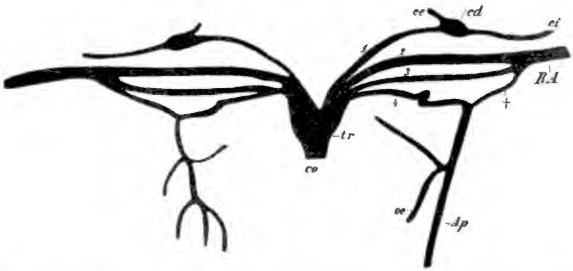


Fig. 340. Arterienbogen einer entwickelten Salamandra maculosa, ausgebreitet. Nach J. E. V. Boas. *cd* Karotisdrüse, *ce* Carotis externa, *ci* Carotis interna, *co* Conus, *oe* Ramuli oesophagi, *RA* Radix Aortae, *tr* Truncus arteriosus, *1—4* die vier Arterienbögen. Der vierte Arterienbogen hat als Arteria pulmonalis (*Ap*) bedeutend an Ausdehnung zugenommen und hängt nur durch einen dünnen Ductus arteriosus (Botalli) (†) mit dem 2. resp. 3. Bogen zusammen.

Der dritte Bogen unterliegt bezüglich seiner Entfaltung den allergrössten Schwankungen, ja er kann sogar nur einseitig entwickelt sein oder auch ganz fehlen. In diesem Falle (Triton) sind also nur der I., II. und IV. Bogen vorhanden, und der IV. ist mit dem II. durch einen zarten Ductus Botalli verbunden. Der II. bildet allein für sich die Aorta. (Über das speziellere Verhalten der Branchialgefässe bei Urodelen vergl. L. Drüner).

Bei den Anurenlarven finden sich jederseits ebenfalls vier Kiemenarterien, allein sie stehen mit den zugehörigen Venen nur durch Kapillarität und nicht durch direkte Anastomosen (vergl. Fig. 339 *a*, *a*) in Verbindung. Die Folge davon ist, dass hier alles Blut oxydiert wird.

Beim erwachsenen Frosch ist der dritte Arterienbogen völlig

ins Innere vorspringen. Das Gebilde hat mit der sog. Karotisdrüse der Säuger nichts zu schaffen (vgl. pag. 415).

Digitized by Google

obliteriert, und der erste vom zweiten ganz abgeschnürt. Alles übrige verhält sich wie bei Salamandra.

Bei den lungenlosen Salamandern kommt es selbstverständlich zu einer entsprechenden Rückbildung der Lungengefässe.

Reptilien.

Auch bei Reptilien, wie überhaupt bei allen Amnioten, entsteht das Herz weit vorne in der Nähe des Kopfes, bezw. der Kiemenspalten, später aber, bei der Differenzierung eines Halses, rückt es viel weiter in die Brusthöhle herab, als dies bei den Anamnia der Fall ist[1]). Die Folge davon ist, dass der N. vagus entsprechend weit mitausgezogen wird, und dass andererseits die zum Kopfe aufsteigenden Karotiden, sowie auch die absteigenden Jugularvenen an Länge gewinnen.

Der Hauptfortschritt dem Amphibienherzen gegenüber liegt in dem Auftreten einer Ventrikelscheidewand, mag dieselbe, wie bei Hatteria, Sauriern, Ophidiern und Cheloniern, noch unvollkommen sein oder vollkommen, wie bei Krokodiliern[2]).

Das Septum atriorum ist solide, undurchbrochen und scheidet, da es sich viel tiefer als bei Amphibien herabsenkt, nicht allein die Vorhöfe vollständig voneinander, sondern es trägt auch zur Scheidung des bisher einheitlichen Ostium atrio-ventriculare in zwei getrennte Öffnungen wesentlich bei. Jenes Tieftreten des Septum atriorum hat auch auf die Klappenverhältnisse insofern einen wichtigen Einfluss, als die hintere und vordere Taschenklappe miteinander verwachsen, und zwar in der Richtung von vorne nach hinten. Infolgedessen entsteht jederseits durch Vereinigung je einer vorderen und hinteren Hälfte der durch das Vorhofsseptum halbierten primären Taschenklappen eine neue Klappe. So existiert also bei Reptilien im Bereich jedes sekundären Ostiums eine neue Klappe, welche jederseits medial befestigt ist und ihren freien Saum der lateralen Kammerwand zuwendet; man kann diese Klappen, entsprechend ihrer Stellung, bei Reptilien als rechte und linke bezeichnen. Die Muskeltrabekeln setzen sich an den vorderen und hinteren Endpunkten derselben fest[3]).

---

[1]) Am weitesten nach vorne treffen wir das Herz zeitlebens bei Lacertiliern und Cheloniern, viel weiter nach hinten liegt es bei den Amphisbänen, Schlangen und Krokodiliern.

[2]) Höher stehende Saurier, wie namentlich die Varaniden, bilden hinsichtlich der Scheidewandbildungen das Verbindungsglied mit den Krokodiliern. Wenn auch bei ihnen die Trennung beider Ventrikelhälften durch ein vollkommenes Septum noch nicht ganz erreicht ist, so besteht doch (vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet), wenn auch nur periodisch, auf Grund eines gewissen Mechanismus eine völlige Trennung der Kammer in zwei Abteilungen.

Auf Grund des Umstandes, dass die ventrale Ventrikelabteilung des Varanidenherzens ausschliesslich für den Lungen-, die dorsale für den Körperkreislauf arbeitet, unterscheiden sich auch die Wandungen der beiden Abschnitte in ihrer Stärke.

Eine physiologische Scheidung beider Ventrikelhälften besteht übrigens auch bei den übrigen Sauriern, sowie bei Ophidiern und Schlangen.

[3]) Bei Ascalaboten (Tarentola mauritanica) und bei Cheloniern, wie z. B. Testudo graeca und Emys europaea, wird der proximale Endabschnitt des Septum aortico-pulmonale von einer hyalinen Knorpelplatte eingenommen („Bojanus'scher

Digitized by Google

Der Conus arteriosus wird in die Ventrikelmasse des Herzens miteinbezogen, so dass der Truncus arteriosus sich mehr oder weniger direkt an den Ventrikel anschliesst. Jede Aortenwurzel bildet sich an ihrem Ursprung aus zwei miteinander anastomosierenden Gefäss(Branchial-)Bögen (Lacerta, Fig. 341 **A**), oder nur aus einem (gewisse Saurier, Schlangen, Chelonier, Krokodilier, Fig. 341 **B**, 343), aus welchem die Karotis direkt entspringt. Der linke und der rechte Aortenbogen kreuzen sich an ihrer Basis, so dass also der linke rechterseits und der rechte linkerreits entspringt.

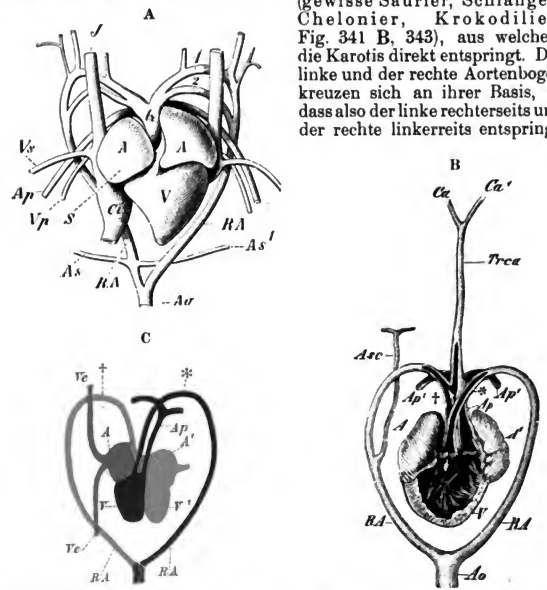


Fig. 341. **A** Herz einer Lacerta muralis, **B** eines grossen Varanus, aufgeschnitten, **C** Schema des Reptilienherzens. *A*, *A*¹ Herzatrien, *Ao* Aorta, *Ap*, *Ap*¹, *Vp* Arteria und Vena pulmonalis, *Asc*, *As* Arteria subclavia, *Ca*, *Ca*¹ Karotiden, *Ci* Vena cava inferior, *J* Vena jugularis, *Vs* Vena subclavia. Diese drei Venen fliessen in den Sinus venosus zusammen. *RA* Radix Aortae, *tr*, *Trca* Truncus anonymus, *Ve*, *Ve* deuten in dem Herzschema C die V. jugul. und cava inferior an, *V*, *V*¹ Herzventrikel, *1*, *2* erster und zweiter Arterienbogen, † und * rechter und linker Aortenbogen. Die von *S* ausgehende punktierte Linie ist unter das Atrium dextrum (*A*) hinuntergehend zu denken.

Wie aus einer Betrachtung der Figg. 341, 343 und 345 klar hervorgeht, ist der in der Reihe der arteriellen Gefässbogen am meisten

Knorpel*). Hyaline Knorpelmassen finden sich auch im Bereich der Semilunarklappen der Aorta und Pulmonalis, und an allen den genannten Stellen, wo Knorpelbildungen auftreten, kommen auch am Herzen der Lacertilier-Embryonen Endokardverdickungen vor. Auch im Krokodilierherzen trifft man auf Knorpelbildungen (A. Greil).

Digitized by Google

rück-, d. h. kaudalwärts liegende Bogen die Lungenarterie (A. pulmonalis. In letztere, sowie auch in den linken Aortenbogen ergiesst sich das venöse Blut des rechten Ventrikels (Fig. 341 B bei *, Fig. 343 bei *As* und Fig. 345 bei *A.o.s.*).

Die Klappen am Anfang der grossen Arterienstämme haben in der Reihe der Reptilien eine bedeutende Reduktion erfahren, denn es handelt sich, worauf ich schon früher hingewiesen habe, am Ursprung der Aorta und der A. pulmonalis stets nur noch um eine einzige Reihe von Klappen, und dies gilt von nun an auch für alle übrigen Amnioten.

Während bei Batrachiern trotz der allmählich sich anbahnenden Einstülpung des Sinus venosus in den rechten Vorhof jener doch immer noch von aussen als selbständige Herzabteilung sichtbar bleibt, verwischt sich dieses Verhältnis bei Reptilien mehr und mehr, so dass man äusserlich die Lage des Sinus weitaus in den meisten Fällen nur noch an den zuführenden drei Hauptvenenstämmen zu erkennen vermag. Gleichwohl aber bleibt er bei allen Reptilien noch als eine selbständige Herzabteilung mit den zwei typischen, schlussfähigen Mündungsklappen (vergl. Fig. 333) bestehen [1]).

Letztere rücken mit ihren Mündungen näher zusammen, und zugleich erfährt der Sinus durch eine einspringende Falte (Septum sinus venosi) eine teilweise Scheidung in zwei ungleiche Hälften. Links mündet der linke Ductus Cuvieri, rechts die untere Hohlvene und der rechte Ductus Cuvieri. Jene Scheidung des Sinus, welche bei Cheloniern kaum angebahnt, bei Krokodiliern dagegen gut ausgeprägt ist, wird bei Vögeln und Säugern vollständig durchgeführt.

Die Lungenvenen vereinigen sich vor ihrem Eintritt in den linken Vorhof stets zu einem Stamme [2]).

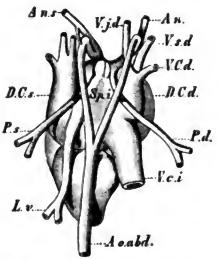


Fig. 342. Herz von Cyclodus Boddaertii. Natürliche Grösse. Dorsalansicht nach C. Röse. Der Sinus venosus ist grösstenteils in den rechten Vorhof eingestülpt. Die Lungenvene ist einheitlich (*L.v*); die Lungenarterien doppelt (*Ps*, *Pd*), *An.s* und *An.d* Arteria anonyma sinistra und dextra, *Ao.abd* Aorta abdominalis (dorsaler Abschnitt), *D.C.s* und *D.C.d* Ductus Cuvieri sinister et dexter, *Sp.i* Spatium intersepto-valvulare, *V.C.d* Vena cardinalis posterior dextra, *V.c.i* Vena cava inferior, *V.j.d* Vena jugularis und *V.c.d* Vena subclavia dextra.

Das Krokodilierherz hat in jüngster Zeit von A. Greil eine so vorzügliche Schilderung erfahren, dass ich das Kapitel über das Reptilienherz nicht abschliessen will, ohne die betreffenden Resultate hier kurz wiederzugeben. Ich verweise dabei auf die Fig. 345.

Bei Krokodiliern kommt es zum erstenmal in der Vertebratenreihe zum völligen Ausbau eines Septum ventriculorum und dadurch zur Bildung von zwei, mit

[1]) Bei Hatteria, wo sich sehr primitive Verhältnisse erhalten haben, springt der Sinus venosus noch wenig ins rechte Atrium ein.

[2]) Die eigenen Venen des Herzens sind stets gut entwickelt; bald münden sie in einem Stamme vereint, bald in mehreren kleinen Stämmen.

Digitized by Google

eigenen venösen und arteriellen Ostien versehenen Abteilungen. Auf Grund dessen werden namentlich im Bereich der Kammerbasis charakteristische Umgestaltungen herbeigeführt, allein es handelt sich dabei dem Saurier- und Chelonierherzen gegenüber nur um graduelle Unterschiede (Fig. 345).

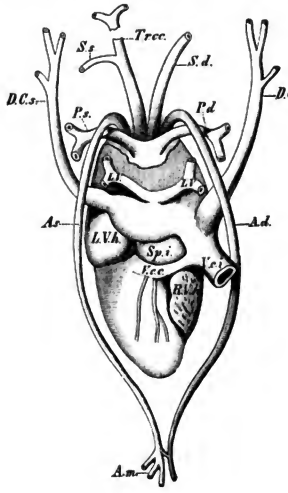


Fig. 343.

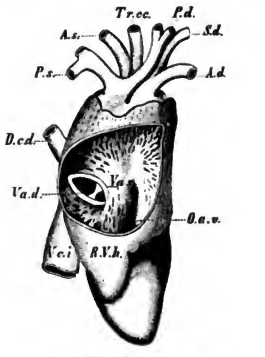


Fig. 344.

Fig. 343. Herz eines jungen Exemplars von Crocodilus niloticus. Natürliche Grösse. Dorsalansicht. Nach C. Röse. *A.m* Arteria mesenterica, *A.s* und *A.d* linker und rechter Aortenbogen, *D.C.s* und *D.C.d* Ductus Cuvieri (obere Hohlvenen), *L.V*, *L.V* Lungenvenen, *L.V.h* und *R.V.h* linkes und rechtes Atrium, *P.s* und *P.d* Arteria pulmonalis sinistra et dextra, *S.d* Arteria subclavia dextra, *Sp.i* Spatium intersepto-valvulare, *S.s* Arteria subclavia sinistra, *Tr.c.c* Truncus caroticus communis, *V.c.c* Vena coronaria cordis, *V.c.i* Vena cava inferior.

Fig. 344. Herz von Crocodilus niloticus. Natürliche Grösse. Ansicht von der rechten Seite. Nach C. Röse. Ein Teil der Vorhofswand ist entfernt. Man sieht das Ostium atrio-ventriculare (*O.a.v.*), ferner die beiden Sinusklappen *Va.d* und *Va.s*. Zwischen beiden bemerkt man in Gestalt einer leicht gebogenen weissen Linie den vorderen Rand des Septum sinus venosi. Die übrigen Bezeichnungen wie auf Fig. 343.

Das Septum ventriculorum tritt an der Kammerbasis mit den die einzelnen arteriellen und venösen Ostien trennenden Scheidewänden derart in Verbindung, dass die Mündung des rechten Vorhofes, sowie die Ostien der Pulmonalis und der linken Aorta dem einen, venöses Blut führenden rechten, die Mündung des linken Vorhofes und das Ostium der rechten Aorta dem andern, linken Ventrikel zugehören. Der letztere wird also mit dem in den Lungen arteriell gewordenen Blute gespeist und treibt dasselbe in den Körperkreislauf, während der rechte Ventrikel sowohl für den Körper- wie für den

Digitized by Google

Lungenkreislauf arbeitet. Es haben also die beiden Ventrikel des Krokodilierherzens nicht gleiche Blutmengen zu befördern. Der rechte Ventrikel besitzt daher auch ein der das Ostium der linken Aorta passierenden Blutmenge entsprechendes Plus von Kapazität als der linke Ventrikel. Somit ist die Scheidung der chemisch verschiedenen Blutströme bei den Krokodiliern auch innerhalb der Ventrikelabteilung eine vollständige, derart, dass derselben durch das Ostium der Pulmonalis und der linken Aorta rein venöses, durch das Ostium der rechten Aorta rein arterielles Blut entströmt. Noch im Bereiche der beiden Aortenostien, im Grunde der Höhlungen der beiden septalen Aortenklappen, befindet sich jedoch eine Öffnung im Septum aorticum, durch welche arterielles Blut aus der rechten in die linke Aorta eintreten kann. Diese Öffnung ist das nach einem seiner Entdecker benannte Foramen Panizzae. Der Körper- und der Lungenkreislauf sind somit bei den Krokodiliern, trotzdem die Tiere eine vollkommen ausgebildete Kammerwand besitzen, nur unvollkommen voneinander gesondert.

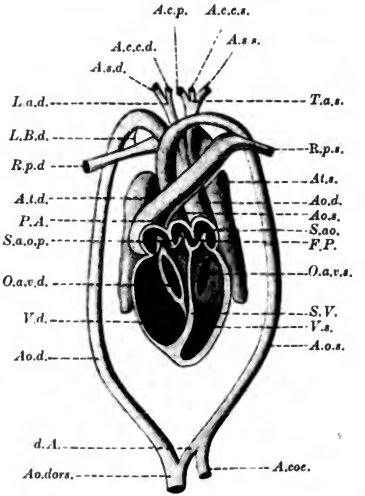


Fig. 345. Schema des Krokodilierherzens, nach A. Greil. *Ao.d.(s.)* Aorta dextra (sinistra), *Ao.dors.* Aorta dorsalis, *A.c.c.d.(s.)* Arteria collateralis dextra (sinistra), *A.c.p.* Arteria carotis praevertebralis, *A.coe.* Arteria coeliaca, *A.s.d.(s.)* Arteria subclavia dextra (sinistra), *At.d.(s.)* Atrium dextrum (sinistrum), *d.A.* sogen. dorsale Anastomose der beiden Aortenwurzeln, *F.P.* Foramen Panizzae, *L.B.d.* Ligamentum Botalli dextrum, *O.a.v.d.(s.)* Ostium atrio-ventriculare dextrum (sinistrum), *P.A.* Pulmonalarterie, *R.p.d.(s.)* Ramus pulmonalis dexter (sinister), *S.ao.* Septum aorticum, *S.ao.p.* Septum aortico-pulmonale, *S.v.* Septum ventriculorum, *T.a.d.(s.)* Truncus anonymus dexter (sinister), *V.d.(s.)* Ventriculus dexter (sinister).

Vögel und Säuger.

Bei Vögeln und Säugern ist die Scheidung der Atrien und der Ventrikel stets eine vollkommene, und nirgends findet mehr eine Mischung des arteriellen und venösen Blutes statt. Die Ventrikel spielen von jetzt ab durch stärkere Entfaltung den Atrien gegenüber die Hauptrolle; ihre Muskulatur ist äusserst kompakt und sehr

Digitized by Google

stark geworden. Dies gilt insbesondere für den linken Ventrikel, der an seiner Innenwand mächtige Papillarmuskeln entwickelt, und um den der, von einer viel dünneren Muskelwand begrenzte rechte Ventrikel halbmondförmig herumgebogen erscheint (Fig. 346, *Vd*, *Vg*).

Wie bei Säugetieren, so nimmt auch bei den Vögeln das rechte Atrium durch die obere und untere Hohlvene das Körpervenenblut, sowie das eigene Blut des Herzens durch die Vena coronaria cordis auf und ist durch eine wohl ausgebildete Klappe vom rechten Ventrikel abgegrenzt.

Bei Vögeln ähnelt diese Atrio-ventrikularklappe derjenigen der Krokodile; sie ist sehr stark und muskulös, während sie bei den meisten Säugetieren aus drei membranösen Zipfeln besteht, deren Ränder durch sehnige Fäden (Chordae tendineae) mit papillenartigen, von der Herzwand ausgehenden Muskeln verbunden sind[1]). Diese Klappe wird bei den Säugetieren Valvula tricuspidalis genannt.

Fig. 346.

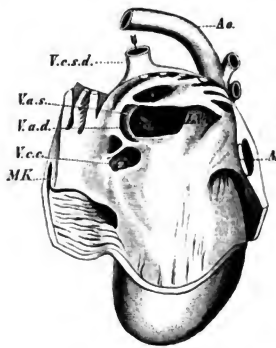


Fig. 347.

Fig. 346. Querschnitt durch den rechten (*Vd*) und den linken (*Vg*) Herzventrikel von Grus cinerea. *S* Septum ventriculorum.

Fig. 347. Herz von Anser vulgaris. Natürliche Grösse. Ansicht von der rechten Seite. Nach C. Röse. Die Wand des rechten Vorhofs und Ventrikels ist aufgeschnitten und nach rechts zurückgeschlagen. Man sieht links vom Limbus fossae ovalis (Vieussenii) (*L.Vi*), nach links sich hinüber erstreckend, das Spatium intersepto-valvulare. Die beiden Sinusklappen sind vollständig nur noch in der Umrandung der unteren Hohlvene vorhanden. Ausser dem unteren Sinusseptum, welches die linke obere Hohlvene abscheidet, findet sich hier noch ein quer von einer Klappe zur anderen verlaufendes, oberes Sinusseptum, welches die Mündung der rechten oberen Hohlvene abscheidet. *Ao* Aorta, *M.K* Muskelklappe, *M.K*¹ vorderer Ansatz der Muskelklappe an der Ventrikelwand, *V.a.s* und *V.a.d* die zwei Sinusklappen, welche die Einmündung der Vena cava inferior begrenzen, *V.c.c* Vena coronaria cordis, *V.c.s.d* Vena cava superior dextra.

Die linke Atrio-ventricular-Klappe der Vögel und Monotremen besteht aus drei, die der übrigen Säuger dagegen nur aus

[1]) Bei den Monotremen existieren keine Chordae tendineae, und das Herz erinnert auch noch in vielen anderen Punkten an das der Sauropsiden. Bei den Marsupialiern variiert die Zahl der Klappenzipfel der Valvula tricuspidalis zwischen zwei und fünf.

Digitized by Google

zwei membranösen Zipfeln, und führt deshalb hier den Namen Valvula bicuspidalis[1]). Drei halbmondförmige Taschenklappen finden sich bei Vögeln und Säugern am Ursprung der Aorta und der Arteria pulmonalis.

Bei Vögeln persistiert der rechte, bei Säugern der linke Aortenbogen. Der entsprechende Bogen der anderen Seite beteiligt sich in beiden Fällen am Aufbau der A. subclavia. So findet sich also sowohl bei Vögeln als auch bei Säugern nur ein einziger Aortenbogen. Bei beiden geht, genau wie bei Amphibien, aus dem hintersten branchialen Arterienbogen die Arteria pulmonalis hervor.

Die Pulmonalvenen, von denen bei den Säugern je zwei von einer Lunge kommen, öffnen sich nahe nebeneinander in das linke Atrium (Fig. 348).

Der Sinus venosus zeigt sich bei Vögeln, in noch viel stärkerem Grade aber bei Säugern, rückgebildet, und Hand in Hand damit unterliegen auch die Einmündungen der ihr Blut in das rechte Atrium ergiessenden Venen bei Vögeln[2]) den mannigfachsten Variationen. Von den Sinusklappen erhalten sich im Bereich jener Mündungen mehr oder weniger deutliche Reste, die bei den Säugetieren unter dem Namen der Valvula venae cavae inferioris (Eustachii) und als Valvula sinus coronarii (Thebesii) aufgeführt zu werden pflegen; zum Teil verwachsen sie auch mit dem Septum atriorum.

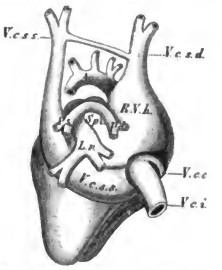


Fig. 348. Herz von Ornithorhynchus paradoxus. Natürl. Grösse. Dorsalansicht. Nach C. Rösse. *Ao* Aorta, *Lv* Lungenvenen, *Pa* und *Pd* Arteriae pulmonales, *R.V.A* Rechter Vorhof, *Spi* Spatium interseptovalvulare, *V.c.c* Vena coronaria cordis, *V.c.s.s* und *V.c.s.d* die beiden oberen Hohlvenen (Ductus Cuvieri), welche durch einen Querast verbunden sind, *V.c.s.s* Sinus coronarius (Ventrikelvene), *V.c.i* Vena cava inferior.

---

[1]) Sowohl rechterseits als linkerseits unterscheidet man an der Valvula tricuspidalis, resp. mitralis eine septale Klappe. Rechterseits kommen dazu zwei, linkerseits eine laterale Klappe. Diese lateralen Klappen haben sich beiderseits lediglich aus der früheren muskulösen Ventrikelwand herausdifferenziert, während die septale Klappe teils muskulösen, teils endokardialen Ursprungs ist.

Bezüglich der Papillarmuskeln sei für die Säugetiere noch bemerkt: als Typus des betreffenden Verhaltens kann bei plazentalen Säugern folgendes gelten: Im rechten Ventrikel befestigen sich die beiden lateralen Klappen an drei Papillarmuskeln oder Muskelgruppen, eine stärkste laterale, die bald am Septum, bald an der Ventrikelwand sitzt, eine schwächere vordere oder konale, und eine schwächere hintere. Die mediale Klappe ist mittelst Chordae tendineae meist direkt an die Septumwand — oft durch Vermittelung kleiner Papillarmuskeln — befestigt.

Im linken Ostium findet sich eine vordere und eine hintere Gruppe von Papillarmuskeln, von welchen die Sehnenfäden der medialen Klappe ausschliesslich ausgehen. Die laterale Klappe sendet auch noch einige Chordae tendineae direkt zur lateralen Ventrikelwand.

[2]) So bestehen z. B. bei Vögeln drei verschiedene Möglichkeiten. Entweder münden die drei Hauptvenenstämme gemeinsam, oder alle drei getrennt, oder mündet die linke, obere Hohlvene für sich getrennt, und die untere, sowie die rechte obere Hohlvene noch gemeinsam ins Atrium.

Bei Edentaten, Cetaceen, Carnivoren, Proslmien und Primaten schwindet die Vena cava superior sinistra, und nur ihr in der Herzfurche liegen-

Digitized by Google

Sowohl bei Vögeln als auch bei Säugetieren findet in embryonaler Zeit eine sekundäre Durchbrechung des Septum atriorum statt, so dass beide Atrien durch eine oder mehrere Öffnungen miteinander in Verbindung stehen, und das venöse Blut aus dem rechten direkt

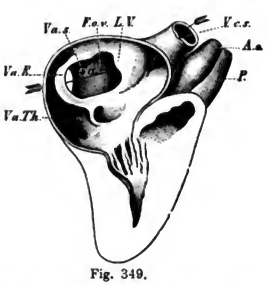


Fig. 349.

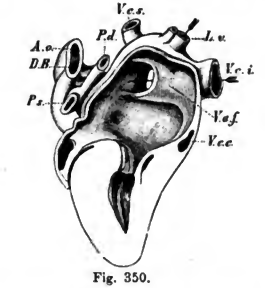


Fig. 350.

Fig. 349. Fetalherz von Homo sapiens aus dem achten Monate. Natürliche Grösse. Ansicht von rechts. Nach C. Röse. Ventrikel- und Vorhofswand zum Teil entfernt. Rechter Vorhof sehr ausgedehnt. Linke Sinusklappe (*Va.s*) mit dem Septum atriorum verwachsen. *Ao.* Aorta, *F.o.v.* Foramen ovale, *L.V.* Limbus fossae ovalis (Vieussenii), *P.* A. pulmonalis, *Sa.* Septum atriorum, *V.c.s.* V. cava superior. Die Valvula sinus coronarii (Thebesii) (*Va.Th.*) steht in direktem Zusammenhang mit der Valvula venae cavae inferioris (Eustachii) (*Va.E*).

Fig. 350. Fetalherz von Homo sapiens aus dem achten Monate. Natürliche Grösse. Ansicht von links. Nach C. Röse. Man sieht hier das Septum atriorum oder die Valvula foraminis ovalis (*Va.f.*) ringsum in direktem Zusammenhange mit der Muskelwand des linken Vorhofs. *A.o.* Aorta, *D.B.* Ductus arteriosus (Botalli), *L.v.* Lungenvene, *P.d.* und *P.s.* A. pulmonalis, *V.c.c.* Querschnitt durch die Vena coronaria cordis, *V.c.i.* Vena cava inferior, *V.c.s.* Vena cava superior.

Fig. 351. Fünf verschiedene Modifikationen der aus dem Arcus Aortae entspringenden grossen Gefässe. *Ao* Aortenbogen, *c* die Karotiden, *s* Arteriae subclaviae, *tb* Truncus brachio-cephalicus, *tbc* Truncus brachio cephalicus communis.

in den linken Vorhof überströmen kann. Bei Sauropsiden und Monotremen schliessen sich die betreffenden Öffnungen später

des Endstück (Sinus coronarius cordis) bleibt aus dem Grunde erhalten, weil die Herzvenen in dasselbe an verschiedenen Stellen einmünden.

In diesem Fall gelangt das venöse Blut der linken Kopf- und Hals-Seite, sowie der linken vorderen Extremität in den rechten Ductus Cuvieri, bezw. in die allein persistierende rechte obere Hohlvene.

Stets vorhanden ist die linke obere Hohlvene bei Monotremen, Marsupialiern, vielen Nagern, Insektenfressern, Dickhäutern, Wiederkäuern und Fledermäusen, und auch in diesem Falle münden die Herzvenen in ihren Endstamm, den obengenannten Sinus coronarius.

Digitized by Google

wieder durch Endokardwucherungen, während bei den höheren Säugetieren, in Anpassung an den Placentarkreislauf, durch komplizierte Wachstumsvorgänge ein sekundäres, ringförmiges Hilfsseptum entsteht. Dieses ganz sekundär entstandene, aus verschiedenen Anlagen sich zusammensetzende Gebilde bezeichnete die bisherige Terminologie als Vorhofsseptum *κατ' ἐξοχήν*, während das eigentliche Vorhofsseptum als Valvula foraminis ovalis benannt wurde. Die Ansicht, als habe an dem innerhalb des Annulus fossae ovalis (Vieussenii) liegenden Raum früher ein Loch, das erst sekundär durch die Valvula for. ov. bedeckt wurde, — ein „Foramen ovale" — bestanden, ist somit durchaus unrichtig. Allen erwachsenen Marsupialiern fehlt eine Fossa und ein Annulus ovalis.

Bezüglich des Ursprungs der Karotiden und Subklavien aus dem Aortenbogen herrschen bei den Säugetieren sehr grosse Verschiedenheiten, welche im wesentlichen darin bestehen, dass die betreffenden Gefässe entweder getrennt entstehen, oder in den allermannigfachsten Verbindungen miteinander getroffen werden. So kann es sich, je nach den verschiedenen Tiergruppen, jederseits um einen Truncus brachiocephalicus (Fig. 351 **A**), oder um einen unpaaren Truncus brachiocephalicus communis (**E**), oder endlich um einen gemeinsamen Karotidenstamm und einen jederseits getrennten Ursprung der Subclavia (**D**) etc. etc. handeln.

Anhangsweise seien noch die sogenannten Herzknochen erwähnt, welche sich beim Pferd, Tapir und vielen Ruminantia im Bereich der sogen. Annuli fibrosi entwickeln können. Diese Faserringe liegen im Bereich der Atrio-ventrikular- und Arterienöffnungen und erfahren im betreffenden Fall von jenen unregelmässigen Knochenbildungen eine Stütze.

Arteriensystem.

Schon mehrfach wurde darauf hingewiesen, dass bei allen Wirbeltieren ein grosses, subvertebral gelegenes, in der Längsachse des Körpers verlaufendes Gefäss, die dorsale Aorta, existiert, und dass letztere aus dem Zusammenfluss der Kiemenvenen hervorgeht. Aus letzteren bilden sich aber auch die für den Hals und den Kopf bestimmten Karotiden, eine innere, welche das Blut zur Ernährung des Gehirns, d. h. hauptsächlich nach der Schädelhöhle führt, und eine äussere, welche sich an der äusseren Kopffläche, dem Gesicht, der Zunge und an den Kaumuskeln verbreitet. Von den Amphibien aufwärts entspringen die beiden Karotiden aus einem gemeinsamen Stamme, aus der Carotis communis[1]).

[1]) Bezüglich des Verhaltens der Kopfarterien bei den Säugetieren und der hier existierenden zahlreichen Verschiedenheiten verweise ich auf die Arbeit von Tandler. Die Rückenmarksgefässe haben durch Sterzi, dessen Untersuchungen sich über alle Hauptgruppen der Vertebraten erstrecken, eine vortreffliche Bearbeitung erfahren (s. das Literaturverzeichnis).

Digitized by Google

Die in die vordere Extremität eintretende Subclavia[1]) zeigt einen sehr unbeständigen, bald symmetrischen, bald asymmetrischen Ursprung. Sie entsteht entweder noch im Bereich der Kiemengefässe, oder aus den Aortenwurzeln, oder auch erst aus dem Aortenstamm.

Auf die freie Extremität übertretend, wird die A. subclavia zur A. axillaris und weiterhin zu der Arterie des Oberarmes, A. brachialis. Diese endlich zerfällt in zwei für den Vorderarm bestimmte Zweige, die A. ulnaris und radialis, aus welchen in der Vola manus der Primaten der hohe und der tiefe Hohlhandbogen, sowie die Fingerarterien hervorgehen.

So lautet die gewöhnliche, im wesentlichen auf die Verhältnisse beim Menschen basierte Lehre. Nun haben aber neuere Untersuchungen gezeigt, dass die definitiven Gefässe der oberen Extremität sich beim Menschen und bei den Säugetieren in der Ontogenese nicht als solche anlegen, sondern aus netzartigen Bildungen hervorgehen. Diese Netze, welche bei niederen Formen im ausgewachsenen Zustand persistieren, sind nicht gleichmässig durch die Gewebe verteilt, sondern werden schon von Anfang an an ganz bestimmten Stellen angelegt, wie namentlich in der Umgebung der Nervenstämme. Es besteht also, worauf schon früher hingewiesen wurde, offenbar ein topographisches Abhängigkeitsverhältnis zwischen Gefässen und Nerven, und nebenbei machen sich auch der Einfluss des an manchen Punkten lebhafter sich äussernden Stoffwechsels, sowie der hydrodynamischen Kräfte und mechanischen Momente geltend. Summa summarum: Alle die als „Varietäten" beschriebenen Formen der menschlichen Armarterien lassen sich durch Wegfall gewisser Teile und korrelative Ausweitung anderer Strombahnen von einem bestimmten Grundtypus erklären. „Das einfache Arterienrohr, so wie es beim Erwachsenen zu finden ist, ist vom morphologischen Gesichtspunkt aus weder ein primärer, noch ein sekundärer Ast eines Baumes, sondern ein stärker entwickelter Teil eines von Anfang netzförmig zusammenhängenden Kanalsystemes. Es ist der Hauptfluss, der aus einer Deltabildung hervorgegangen ist" (Erik Müller und B. de Vriese).

Aus den oben angedeuteten nahen Lagebeziehungen zu den Bestandteilen des Plexus brachialis ist zu entnehmen, dass die Hauptschlagader der vorderen Extremität bei den Säugetieren nicht immer homolog ist, sondern dass sie in besonderen Fällen verschiedenen, segmental angeordneten Gefässen entsprechen kann. Stets aber ist der Plexus arteriosus axillaris beim Embryo von segmental angeordneten Gefässen aufgebaut, welche durch Längsanastomosen verbunden sind. Während also beim Embryo der Blutstrom in gewissen Stadien in mehrere Äste geteilt durch den Plexus axillaris verläuft, wird bei der späteren Entwickelung jeweils nur einer von diesen erweitert und bildet die A. axillaris; die übrigen veröden. (Über die funktionelle Anpassung der Oberarmgefässe bei Echidna vergl. E. Göppert.)

Jede verschiedene Form der A. axillaris steht in engster Korrelation zum Plexus nervosus, und zwar liegt der gestaltende Faktor in den Gefässen. Das Loch im Nervenplexus, durch welches die

[1]) Bei Amphibien (Fig. 352) entspringt aus ihr gleich nach ihrem Ursprung die A. cutanea magna, welche, kaudalwärts ziehend, sich mit der A. epigastrica verbindet und allerorts Äste an die Haut abgibt.

Digitized by Google

Arterie verläuft, vergrössert sich und wird zur Nervenschlinge. Die übrigen Löcher verschwinden im allgemeinen, und die Plexusteile legen sich hier näher aneinander.

Zu jenem proximal liegenden segmentalen Plexus arteriosus axillaris kommt noch ein distaler Abschnitt, die A. brachialis superficialis und ihre Wurzeln. Sie bildet eine sehr schräge Anastomose, welche über die ventrale Hauptschicht des Plexus brachialis verläuft und den unteren Teil des medialen Längsstammes des Plexus arteriosus mit der A. brachialis profunda — der Fortsetzung des lateralen Längsstammes — verbindet. Das bei verschiedenen Säugern verschiedene Verhalten der A. brachialis superficialis beruht auf den verschiedenen Kombinationen mit den besonderen Segmentalarterien. Allein auch die A. brachialis superficialis beruht in letzter Instanz darauf, dass der Blutstrom eine der embryonalen Strombahnen erweitert und zum Arterienrohr umbildet, während die übrigen veröden. Die A. brachialis superficialis kann entweder zum Stammgefäss der Unterarmarterien werden, oder — und dies stellt ein häufiges Verhalten dar — verödet ihr proximaler Abschnitt, und infolgedessen tritt sie nur in beschränktere Beziehungen zu den Unterarmarterien (Erik Müller).

Was nun die Vorderarmarterien betrifft, so handelt es sich — darauf weisen Amphibien, Reptilien und auch ontogenetische Durchgangsstadien gewisser Säuger hin — um ein axial zwischen den beiden Skelettelementen des Vorderarmes verlaufendes Gefäss, welches sich distal in der Hand ausbreitet[1]). Dies ist die Arteria interossea interna, welche der Peronea des Unterschenkels entspricht. Auf dieses Interossea-Stadium folgt in der Phylogenese dasjenige der Arteria mediana. Dieser Arterie, welche in Gesellschaft des Nervus medianus verläuft, begegnen wir in mehr oder weniger typischer Ausbildung bei den heutigen Säugetieren und ebenso, wenn auch meist in rudimentärer Form, beim Menschen[2]).

Als das Medianastadium noch florierte, wie dies bei den Beuteltieren und zum Teil, wenn auch in weniger reiner Form, bei den meisten Carnivoren heute noch der Fall ist, stellte die betreffende Arterie die axiale Fortsetzung der Arteria brachialis und zugleich das Hauptgefäss des Vorderarmes dar. Eine A. radialis und ulnaris im Sinne der menschlichen Anatomie existierten noch nicht, so dass der Ausdruck: „die Brachialis spaltet sich in eine Radialis und Ulnaris" unstatthaft ist, wie man auch die Interossea, resp. die Mediana nicht von der Art. ulnaris ableiten darf. Alle diese Gefässe, wozu auch noch die Interossea externa und Recurrens ulnaris zu rechnen sind, sind Zweige des Stammgefässes. — Daraus erhellt, dass auch die Mediana ursprünglich die alleinige Versorgerin

---

[1]) Ornithorhynchus ist, so viel bekannt, das einzige Säugetier, bei welchem die während der Ontogenese bei anderen Säugern auftretende axiale Arterie des Vorderarmes mit ihrem den Carpus durchsetzenden Endast zeitlebens persistiert und die Hauptarterie des Vorderarmes darstellt. Dieses höchst primitive Verhalten erinnert an das der Saurier. — Mit einer Arteria mediana fehlt Ornithorhynchus ein Arcus volaris sublimis und profundus.

[2]) Bezüglich der feineren Details, wie namentlich auch der ontogenetischen Verhältnisse und der verwickelten Genese der A. radialis verweise ich auf die Arbeit von Erik Müller und B. de Vriese

Digitized by Google

der Hohlhand und der Finger ist, und dass es erst später zur Entstehung einer A. radialis und ulnaris, bezw. durch mediano-ulnare und mediano-radiale Anastomosenbildungen zur Bildung eines tiefen und hohen Hohlhandbogens kam. Mit der Herausbildung dieser neuen Gefässbahnen fiel die Mediana einer mehr oder weniger grossen Rückbildung anheim, und die A. radialis, vor allem aber die mächtige A. ulnaris, traten in den Vordergrund.

Abgesehen von den bereits erwähnten Vorderarmarterien der Säugetiere spielen auch noch hinsichtlich der Ernährung der Muskeln einige oberflächlich verlaufende Arterien eine nicht unbedeutende Rolle. Dahin gehören die Aa. antibrachii superficiales, welche, über die Flexorenmasse verlaufend und diese ernährend, mit der A. mediana oder A. ulnaris sich verbinden, resp. sie übernehmen. Sie entspringen aus der A. brachialis superficialis, und je nach der Rückbildung derselben können sie von dem proximalen oder distalen Abschnitt der A. brachialis ihren Ursprung nehmen. Jene oberflächlichen Gefässe finden sich schon bei den Monotremen, Beutlern, Edentaten und weisen hier durch ihre starke Entwickelung darauf hin, dass sie ältere Gefässe darstellen als die Aa. mediana und ulnaris.

Bei den niederen Säugern findet sich auch an der dorsalen Seite eine oberflächliche Arterie, die A. antibrachii dorsalis superficialis, die längs des Hautnerven des Nervus axillaris verläuft.

Diese oberflächlichen Arterien sind auch dadurch von Interesse, dass sie wenigstens teilweise als Varietäten beim Menschen vorkommen.

Aus der dorsalen Aorta, an welcher man bei höheren Vertebraten eine vordere Abteilung, die Pars thoracica, und eine hintere, die Pars abdominalis, unterscheiden kann, entspringen die die Leibesdecken, sowie die Brust- und Baucheingeweide versorgenden Arteriae intercostales, lumbales und intestinales. Letztere zerfallen wieder in zwei Hauptgruppen, d. h. in solche, welche für den Tractus intestinalis mit der Milz und den drüsigen Adnexa (Leber, Pankreas), und in solche, welche für das Urogenitalsystem bestimmt sind. Beide unterliegen in ihren einzelnen Zweigen den allergrössten Schwankungen nach Zahl und Stärke. So unterscheidet man bald eine einzige A. coeliaco-mesenterica (Fig. 352 *Cm*), bald eine getrennte Coeliaca und eine, oder mehrere Arteriae mesentericae, intestinales etc. etc.[1]). Ähnlich verhält es sich mit den Arteriae renales und genitales.

---

[1]) Bei den Sauriern sind die Äste der Bauchaorta genau untersucht, und man erkennt, dass bei Hatteria die ursprünglichsten Verhältnisse vorliegen, von denen diejenigen von Lacerta und den übrigen Gruppen ableitbar sind.

Die Darmarterien des menschlichen Embryo von 5 mm grösste Länge zeigen segmentalen Typus. Sie liegen zwischen dem 7. und 23. Rumpfsegment. Mit dem Älterwerden des Embryos erfahren sie eine Verschiebung in kranio-kaudaler Richtung, wobei gleichzeitig einige der segmentalen Arterien zugrunde gehen, und zwar zuerst die kranialen. Die A. coeliaca geht wohl (später) aus einer der 4—5 Wurzeln der A. omphalo-mesenterica hervor. Letztere verliert allmählich ihre kranialen Wurzeln, bis sie schliesslich als einfaches Gefäss aus der Aorta entspringt.

Bei 17 mm langen Embryonen entsprechen die Verhältnisse fast vollkommen denjenigen des fertigen Individuums.

Aus dem oben angegebenen Verhalten lassen sich auch manche die Darmversorgung betreffende Varietäten, wie z. B. der zweiwurzelige Ursprung der A. mesent. sup. und der Abgang der A. hepatica aus der A. mesent. sup. erklären (Tandler).

Digitized by Google

Alle Zweige der dorsalen Aorta besitzen ursprünglich einen metameren Charakter, und die Beschränkung ihrer Zahl, bezw. die Verwischung jenes primitiven Verhaltens beruht da und dort auf einer mehr oder weniger starken Konzentration der Einzelgefässe,

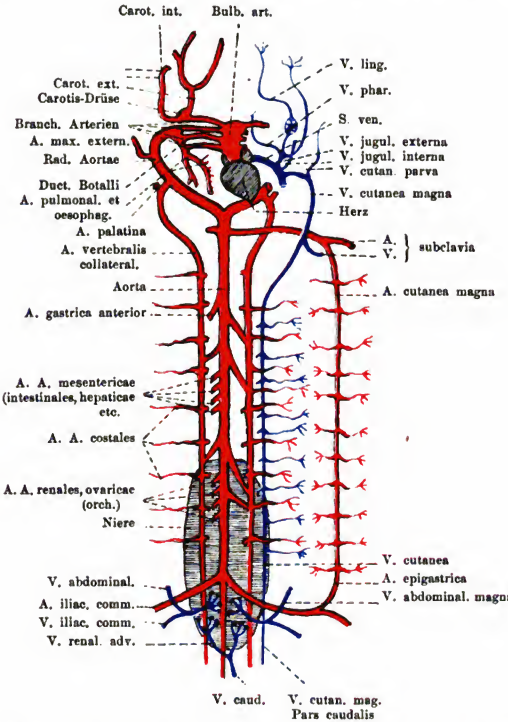


Fig. 352. Arterielles (z. T. auch venöses) Gefäss-System von Salamandra macul. und Triton taen. mit Zugrundelegung der Abbildungen von Bethge.

ein Verhalten, das bei Tieren mit langgestrecktem Körperbau im allgemeinen stärker hervortritt, als bei solchen von kürzerer, gedrungener Gestalt. In anderen Fällen findet eine Beschränkung der Gefässzahl durch Anastomosenbildung derart statt, dass ein Gefäss

Digitized by Google

die peripheren Zweige eines anderen an sich reisst, während der Wurzelstamm jener Zweige selbst zugrunde geht.

Eine besondere Erwähnung verdient die Arteria vertebralis collateralis, welche jederseits aus der Radix Aortae entspringt und dann entlang der Wirbelsäule nach hinten bis zur Schwanzspitze zieht. An der Basis der Wirbelquerfortsätze dringen zahlreiche Äste in den Canalis vertebralis, während andere entlang den Rippen verlaufen und bis zur Haut vordringen. Die Arteria vertebralis collateralis kommuniziert in ihrem ganzen Laufe mit der Aorta (Fig. 352).

Das Endstück der Aorta abdominalis, welches häufig in den von den unteren Wirbelbogen gebildeten Kanal zu liegen kommt, wird A. caudalis (Fig. 352) genannt und steht bezüglich seiner Entwickelung selbstverständlich in gerader Proportion zur Stärke des Schwanzes. Wo dieser, wie z. B. bei den Anthropoiden und dem Menschen, rudimentär wird, spricht man von einer Arteria sacralis media, und in diesen Fällen erscheint die Aorta ihrer Hauptmasse nach nicht mehr durch jene, sondern durch die in der Beckengegend abgehenden Arteriae iliacae (Fig. 352) fortgesetzt.

Diese grossen Gefässe zerfallen in eine, aus dem Anfangsstück der embryonalen Allantoisarterien hervorgegangene, für die Beckeneingeweide bestimmte Iliaca interna s. A. hypogastrica und in eine für die hintere Extremität bestimmte Iliaca externa s. A. cruralis s. femoralis (Fig. 352, 353).

Wie bei den arteriellen Gefässen der vorderen, so haben sich auch bei denjenigen der hinteren Extremität im Laufe der Stammesgeschichte der Vertebraten grosse Umbildungen vollzogen, in welche man aber noch keinen durchaus befriedigenden Einblick besitzt. Immerhin lässt sich mit Sicherheit behaupten, dass die A. femoralis ursprünglich nicht das Hauptgefäss der hinteren Gliedmasse war, sondern dass es sich dabei um eine weiter kaudalwärts vom Aortenstamme entspringende Arterie, die A. ischiadica, handelte. Durch eine solche geht heute noch der Hauptstrom des arteriellen Blutes bei Amphibien, Reptilien und Vögeln zur hinteren Extremität, ein Verhalten, welches auch noch gewisse Embryonalstadien der Säugetiere und wahrscheinlich auch des Menschen charakterisiert. Wenn dann später bei den Embryonen der Säugetiere die anfangs kurze und schwache A. femoralis in der Kniekehlengegend Verbindungen mit der A. ischiadica gewinnt, geht das proximale Stück der letzteren einem allmählichen Schwund entgegen, während die sich immer mehr entfaltende A. femoralis funktionell an ihre Stelle tritt. Sehr wahrscheinlich waren es Ursachen mechanischer Natur, welche bei den Vorfahren der Säuger zu einem Wechsel des Hauptschlagaderstammes der hinteren Gliedmassen geführt haben.

So wenig als am Vorderarm die A. radialis und ulnaris die ursprünglichen Hauptschlagadern repräsentieren, so wenig ist dies am Unterschenkel mit der A. tibialis antica und postica der Fall. Auch diese beiden stellten früher nur unbedeutende Muskeläste dar, und wurden durch die oben schon erwähnte A.

Digitized by Google

peronea bezw. durch Zweige einer primitiven Arteria saphena ersetzt [1]).

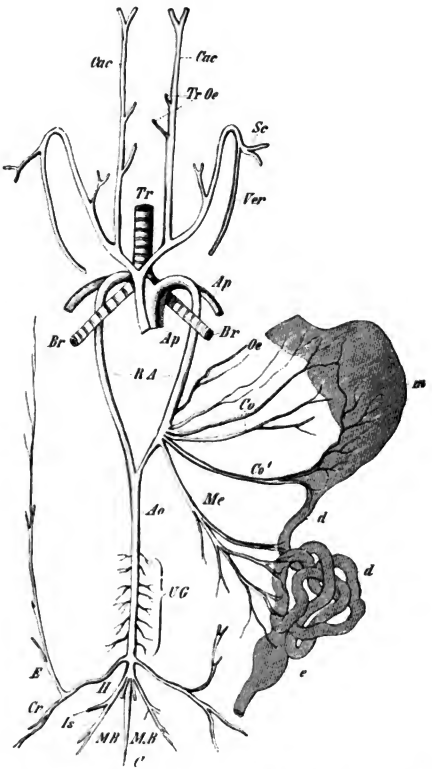


Fig. 353. Das arterielle Gefässsystem von Emys europaea. *Ao* Aorta, *Ap* A. pulmonalis, *Br Br* die beiden Bronchien, *C* A. caudalis, *Cac* Carotides communes, *Co*, *Co'* und *Mc* Arterien der hier in Form eines grossen Gefässbüschels entspringenden A. coeliaco-mesenterica, *Cr* A. cruralis, *d, d* Dünn- oder Mitteldarm, *E* A. epigastrica, *e* Enddarm, *H* A. hypogastrica, *Is* A. ischiadica, *m* Magen, *MD* Mastdarmarterien, *RA* Radix Aortae, *Sc* A. subclavia, *Tr* Trachea, *Tr Oe*, *Oe* Ramuli ad tracheam et oesophagum, *UG* A. A. uro-genitalis, *Ver* A. vertebralis.

[1]) [1]) Reste von der ursprünglichen Gefässanlage haben sich bei den verschiedenen

Digitized by Google

Um noch einmal auf die A. iliaca externa s. femoralis zurückzukommen, so entspringt sie nicht immer zusammen mit der A. iliaca interna s. hypogastrica aus einem gemeinsamen Stamme, d. h. aus einer A. iliaca communis, sondern häufig, wie z. B. bei Vögeln und vielen Reptilien, selbständig aus der Aorta. Sie verhält sich also hierin wie viele andere Arterien, u. a. auch wie die A. ischiadica, und fällt mit allen diesen unter denselben morphologischen Gesichtspunkt, d. h. sie weist noch auf einen primitiveren Zustand zurück, in welchem, wie dies bei den Sauropsiden heute noch der Fall ist, mehrere segmentale Arterien zur Anlage der Extremität in Beziehung standen und so zusamt dem Nervenplexus an die ursprünglich polymere Natur derselben erinnern (vergleiche das Kapitel über die Extremitäten und das periphere Nervensystem).

Venensystem.

Fische.

Im folgenden sollen zunächst die Verhältnisse bei den Selachiern etwas eingehender beschrieben werden; um jedoch ein richtiges Verständnis zu erzielen, ist eine wiederholte Betrachtung der entwickelungsgeschichtlichen Vorgänge, auf die bereits schon oben kurz eingegangen wurde, nicht zu umgehen [1]).

Die zuerst im Embryo auftretenden Venae omphalo-mesentericae führen das Blut von der Oberfläche des Dottersackes und aus den Darmwänden zurück (Fig. 330, 355). Ersteres leisten die Vv. vitellinae, letzteres die Vv. subintestinales (Fig. 355, III.—VII.). Die Subintestinalvenen erstrecken sich längs des Darmes hin, und zwar zu einer Zeit, wo letzterer als sogen. Schwanzdarm noch bis in die Kaudalregion hineinreicht. Nachdem der Schwanzdarm eine Rückbildung erfahren hat, geht aus dem Hinterende der genannten Venen die Kaudalvene hervor, welche nun direkt unter der Aorta caudalis liegt und ihren Zusammenhang mit dem vorderen Abschnitt verliert (Fig. 355, VIII—XII).

Mit der allmählichen Entstehung der Leber löst sich innerhalb derselben der Hauptstamm der linken V. omphalo-mesenterica in Kapillaren auf, und diese sammeln sich wieder in grössere Stämme, welche die Leber verlassen und sich in das proximale Ende beider Vv. omphalo-mesentericae einsenken. Letztere werden dadurch zu den Venae hepaticae, welche in den Sinus venosus, bezw. in die Ductus Cuvieri (Cyklostomen) münden.

Im ferneren Lauf der Entwickelung sind einstweilen neue Venen entstanden, welche das Blut aus dem Tractus intestinalis, der Milz und dem Pankreas zurückführen und dadurch die präkaudale Portion der Subintestinalvene in ihrer physiologischen Bedeutung in den Hintergrund drängen.

Säugetiergruppen in verschiedener Weise und in den mannigfachsten Kombinationen mit dem System der Art. tibialis antica und postica erhalten (vergl. G. Salvi).

[1]) Hinsichtlich der auch beim Amphioxus bereits nachweisbaren Vena cardinalis und subintestinalis, sowie der Ductus Cuvieri und der den letzteren homodynamen Quervenen verweise ich auf die Arbeit von B. Zarnik.

Digitized by Google

Alle jene neuen Venen, welche unter dem Namen der Leberpfortader (V. portarum hepatis) zusammengefasst werden, ergiessen ihr Blut in die Kapillarität der Leber.

Vorne vom Herzen entstehen die Ductus Cuvieri und öffnen sich in den Sinus venosus des Herzens. Sie bilden sich jederseits durch den Zusammenfluss der vorderen und hinteren Kardinalvene, von denen die erstere auf dem Wege der Venae jugulares das Blut des Kopfes, die letztere das des Rumpfes dem Herzen zuführt. — Auch eine Vena subclavia, welche das Blut von der Brustflosse bringt, öffnet sich in die Ductus Cuvieri oder in den Sinus venosus.

Die V. caudalis gabelt sich in der Regel in der Kloakengegend in zwei Zweige, von denen jeder am Aussenrand der Niere nach vorne zieht und während dieses Verlaufes Venae renales advehentes an das genannte Organ abgibt. Sie lösen sich im Innern in ein Kapillarsystem auf, und aus diesem entspringen die Venae renales revehentes, welche sich in die V. cardinales posteriores ergiessen. — Damit ist das typische Verhalten des Venensystems der erwachsenen Fische erreicht, und nur einige der wichtigsten Modifikationen desselben sollen im folgenden noch Erwähnung finden (Fig. 356, 357).

Bei Cyklostomen und Selachiern erhält sich der vordere Teil der Subintestinalvene als ein kleines, in der Spiralfalte des Darmes verlaufendes Gefäss. Bei den Selachiern (Fig. 356) erweitern sich viele Venen zu grossen Sinusen, so z. B. die Ductus Cuvieri, die vordere und die hintere Kardinal-

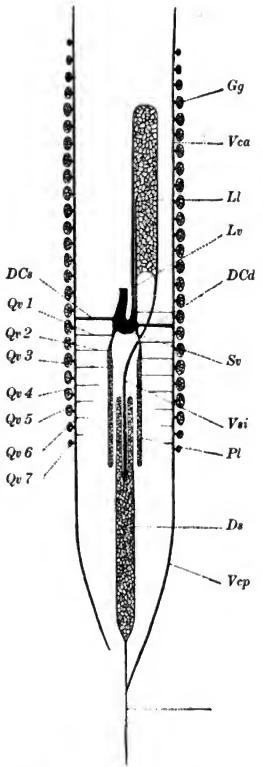


Fig. 354. Schema des venösen Kreislaufes von Amphioxus. Nach B. Zarnik. *DCd* Ductus Cuvieri dexter, *DCs* Ductus Cuvieri sinister, *Ds* Darmsinus, *Gg* Genitalgefässe, *Ll* Leberlakunen, *Lv* Lebervene, *Pl* Parietallakune, Qv^1—Qv^7 Quervenen, *Sv* Sinus venosus, *Vca* Vena cardinalis anterior, *Vcd* Vena caudalis, *Vcp* Vena cardinalis posterior, *Vsi* Vena subintestinalis.

Digitized by Google

vene, die Leber- und Genitalvenen. Ferner bildet sich eine grosse Seitenvene (V. lateralis), welche in den Leibesdecken, entweder unter der Haut oder gerade nach aussen vom Peritoneum, verläuft

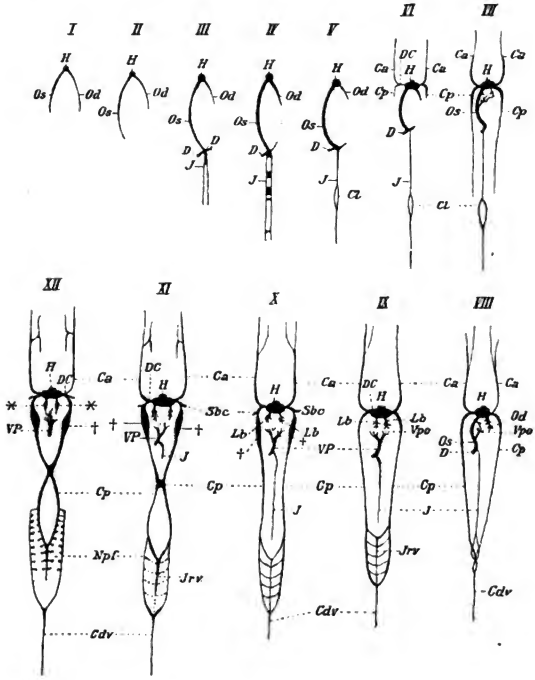


Fig. 355. Eine Reihe von Entwickelungsstadien des Venensystems der Selachier. *I—XI* nach C. Rabl, *XII* nach F. Hochstetter. *Ca*, *Cp* Vordere und hintere Kardinalvenen, *Cdv* Kaudalvene, *Cl* Kloakengegend, *DC* Ductus Cuvieri, *D*, *D* Dottervene, *H* Herz, bezw. Sinus venosus cordis, *J* Subintestinalvene, *Jrv* Interrenalvene, *Lb* Lebervenen, *Npf* Nierenpfortaderkreislauf, *Os*, *Od* V. omphalo-mesenterica dextra und sinistra, *Sbc* Vena subclavia, *VP* Vena portarum, *Vpo* Kapillarität des Venenpfortaderkreislaufs, † Kardinalvenensinus, ** Lebervenen-Sinus.

und sich in den Ductus Cuvieri oder in die hintere Kardinalvene jederseits ergiesst. Sie entspricht wahrscheinlich der Vene der primitiven Seitenfalte (vergl. das Kapitel über die Anlage der Extremitäten).

Digitized by Google

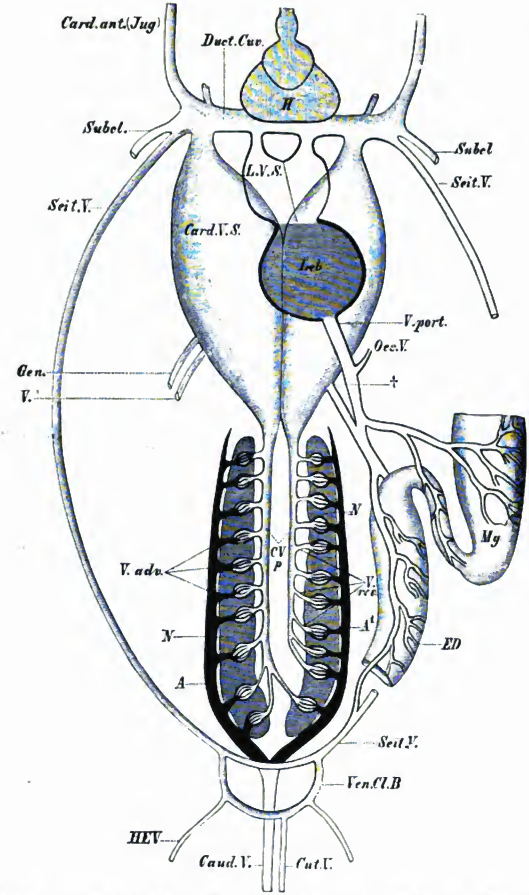


Fig. 356. Das Venensystem der Selachier. Schematisch. *Card. ant. (Jug.)* Vena cardinalis anterior V. jugularis). *Card. V. S.* Kardinalvenen-Sinus Beide Sinus stehen in der Medianlinie in Verbindung. *Caud. V.* Kaudalvene, welche sich am distalen Nierenende in zwei Äste A, A^1 spaltet. Aus diesen gehen die Venae advehentes des Nierenpfortader-Kreislaufs (*V. adv.*) hervor. *Duct. Cuv* Ductus Cuvieri. *H* Herz *Leb* Leber. *LVS* Lebervenen-Sinus. *Seit.V.* Seitenvene, welche aus einem, im Bereich der Kloake liegenden Venen-Netz (*Ven Cl. B*), aus einer oder mehreren Hautvenen des Schwanzes (*Cut. V.*), aus den Venen der Leibesdecken und aus den Venen der Bauchflossen (*HEV*) hervorgeht, *Subcl.* V. subclavia. *V. port* Leberpfortader, welche teils vom Enddarm (*ED*) und Magen (*Mg*), teils vom Oesophagus (*Oes. V.*) ihr Blut bezieht. Sie steht im Bereich des Enddarmes mit einem Zweig der Seitenvene in Verbindung. Ein Teil des Blutes strömt bei † in den Kaudalvenen-Sinus. In letzteren ergiessen sich auch die Genitalvenen (*Gen. V.*). *V. rec* Vena revehentes des Nierenpfortader-Kreislaufes, aus welchen die rechte und die linke V. cardinalis posterior (*CV*) hervorgeht.

Digitized by Google

Dipnoi.

Hier ist als wichtigster Punkt die Existenz einer grossen unpaaren Vena cava inferior hervorzuheben. Sie entsteht zum Teil aus

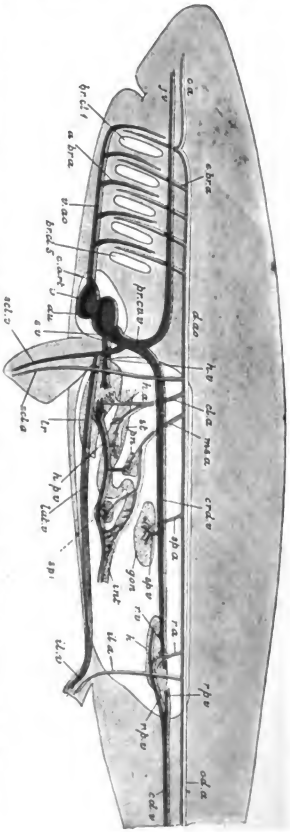


Fig. 357. Seitliche Ansicht des Gefässsystems eines Hundshaies. Halbschematisch. Nach T. J. Parker. *a.br.a* Vasa branchialia afferentia, *a.br.a* und *e.br.a* Vasa branchialia afferentia und efferentia, welche sich zwischen den Kiemenschlitzen *br.cl.1*—*br.cl.5* verbreiten, *au* Atrium, *c.a* Karotis, *cd.a* A. caudalis, *cd.v* V. caudalis, *c.art* Truncus arteriosus, *cl.a* A. coeliaca, den Magen (*st*) und die Leber (*lr*) versorgend, *crd.v* V. cardinalis posterior, *d.ao* dorsale Aorta, *h.p.v* Leberpfortader, *h.v* Vv. hepaticae, *il.a* A. iliaca, *il.v* V. iliaca, *j.v* V. jugularis (V. cardinalis anterior), *lat.v* V. lateralis, *ms.a* A. mesenterica, den Darm (*int*), das Pankreas (*pn*) und die Milz (*spl*) versorgend, *pr.c.v* Ductus Cuvieri, *r.a* Aa renales, *r.p.v* Nierenpfortader, (in der Niere (*k*) kapillär sich auflösend), *r.v* Venae revehentes derselben, *scl.a* A. subclavia, *scl.v* V. subclavia, *sp.a* Aa. spermaticae, die Geschlechtsdrüse (*gon*) versorgend, *sp.v* Vv. spermaticae, *s.v* Sinus venosus, *v* Ventrikel, *v.ao* ventrale Aorta.

der hinteren Kardinalvene und ist mit derjenigen der Amphibien

Digitized by Google

und Amnioten in Parallele zu stellen (Fig. 358). Ein Nierenpfortadersystem ist vorhanden, und das Nierenblut sammelt sich in zwei Venen, die das Verhalten der hinteren Kardinalvenen zeigen, allein nur die linke derselben öffnet sich vorne in den entsprechenden Ductus Cuvieri, während die rechte, weitaus stärkere, am dorsalen Leberrand hinzieht und sich dann direkt in den Sinus venosus des Herzens ergiesst.

Der im Bereich der Niere liegende Abschnitt dieser Vene ist offenbar dem hinteren Abschnitt der entsprechenden Kardinalvene homolog, während deren vorderer Abschnitt als solche nicht mehr erkennbar ist. Daraus folgt, dass die untere Hohlvene aus einer hinteren (Nierenportion) und einer vorderen (selbständigen) Anlage (Leberportion) hervorgegangen zu denken ist.

Bei Ceradotus, wo sich das Venensystem fast in allen seinen Hauptpunkten mit demjenigen der Amphibien deckt, steht die hintere Kardinal- und die untere Hohlvene in direkter Verbindung mit der Kaudalvene, und die Nierenpfortader, Zuzüge vom hinteren Körperende enthaltend, entspringt von der V. iliaca, welche auch einen Beckenast besitzt. Letztere vereinigt sich mit ihrem Gegenstück in der Mittellinie zu einer medianen Abdominalvene, welche mit der der Amphibien zu vergleichen ist und sich in den Sinus venosus öffnet.

Die zwei Pulmonalvenen vereinigen sich vor ihrer Einmündung in das linke Atrium zu einem gemeinsamen Stamm.

Amphibien.

Die hier auftretende grosse untere Hohlvene entsteht prinzipiell wie bei den Dipnoërn, insofern ihr hinterer (Nieren-) Abschnitt aus einer an der

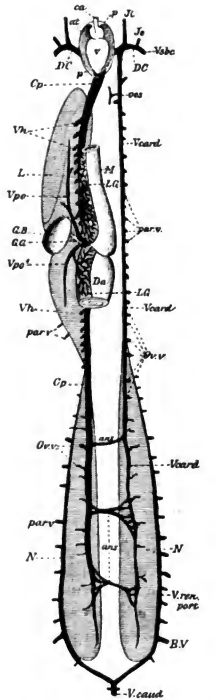


Fig. 358. Venensystem von Protopterus annectens nach W. N. Parker. *at* Atrium des Herzens, *BV* Beckenvene, *ca* Conus arteriosus, *Cp* Vena cava posterior, *Da* Darm, *DC, DC* Ductus Cuvieri, *GB* Gallenblase, *GG* Gallenausführungsgänge, *Ji, Je* V. jugularis interna und externa, *L* Leber, *M* Magen, *NN* Nieren, *oes* Venen des Ösophagus, *Ov.v* Venen des Ovariums, *p* Perikard, *par.v* Parietal-, d h. aus der Körperwand das Blut aufnehmende Venen, *v* Ventrikel, *V.caud* V. caudalis, *Veard* linke Vena cardinalis, welche in ihrem hinteren Bezirk mit der Vena cava posterior (*Cp*) durch Queranastomosen (*ans*) verbunden ist, *Vh, Vh*¹ Venae hepaticae, *V.ren.port* Pfortader der Niere, *Vsbc* V. subclavia. Auf dem Magen und Darm ist das lymphadenoide Organ (*LG*) eingezeichnet, aus welchem die Pfortader (*Vpo, Vpo*¹) ihr Blut bezieht.

Digitized by Google

betreffenden Stelle erfolgenden Verschmelzung der beiden hinteren Kardinalvenen hervorgeht. Der vordere (Leber-) Abschnitt entstammt offenbar zum Teil der rechten V. omphalo-mesenterica, zum Teil aber entsteht er unabhängig. Die V. portarum hepatis verdankt ihren Ursprung der linken V. omphalo-mesenterica.

Die untere Hohlvene empfängt ihr Blut aus dem Urogenitalapparat und indirekt auch aus den hinteren Extremitäten, den Körperwänden und (eventuell) aus dem Schwanz.

Der vordere Abschnitt beider hinteren Kardinalvenen persistiert bei Urodelen und bei Bombinator in Gestalt der paarigen Vena azygos, und dieses Verhalten ist dann und wann ausnahmsweise auch bei anderen Anuren zu konstatieren, und zwar entweder nur auf einer, oder auf beiden Seiten. In allen diesen Fällen handelt es sich um eine Verbindung mit dem entsprechenden Ductus Cuvieri.

Ein Nierenpfortader-System kommt bei Amphibien auf dieselbe Weise zustande wie bei Fischen, nämlich durch die Bifurkation der Kaudalvene, welche übrigens bei erwachsenen Anuren obliteriert. In die Nierenpfortader ergiessen sich die Venen der hinteren Extremität und nicht selten auch diejenigen der Körperwand. Das Blut der Nieren gelangt in die untere Hohlvene.

Aus einer Verbindung der linken und rechten Nierenpfortader oder auch der Vv. femorales entsteht eine querverlaufende Beckenvene, und aus dieser entspringt, ähnlich wie bei Ceratodus, eine den Muskeln der Bauchwand aufliegende V. abdominalis s. V. epigastrica, welche, in der ventralen Mittellinie verlaufend, innerhalb der Bauchwand bis zur Leber nach vorne zieht, um schliesslich innerhalb derselben kapillär zu zerfallen und sich also sekundär mit der V. portarum hepatis zu verbinden. Die ursprünglich nur dem Integument angehörige Abdominalvene, welche ihrer Anlage nach paarig ist und den Seitenvenen (Vv. laterales) der Selachier entspricht, empfängt ihr Blut aus der Kloake, der Harnblase und den Leibesdecken. Bei Urodelen stehen gewisse Überbleibsel der Subintestinalvene ebenfalls mit dem System der Leberpfortader in Verbindung.

Das Verhalten der vorderen Kardinalvenen (Vv. jugularis externa und interna) entspricht im wesentlichen demjenigen bei Fischen und Dipnoërn.

Das venöse Blut der Schwanz-[1]) und der Rumpfhaut wird durch eine grosse, der Haut dicht anliegende Vene, die V. cutanea magna, zurückgeführt. Im Laufe nach vorne begleitet sie den grossen Rückenlängsmuskel und macht dann einen weiten Bogen zur vorderen Extremität herüber, wo sich die Vena subclavia mit ihr vereinigt. Kurz vor ihrer Mündung in den Sinus venosus empfängt sie von der Kehlhaut her eine kleinere Hautvene, die V. cutanea parva (Bethge).

In der Rumpfgegend nimmt die V. cutanea magna jederseits sowohl aus der Haut des Rückens als auch aus derjenigen der seitlichen Körperwände Äste auf.

[1]) Bei Triton und Spelerpes entsteht die V. cutanea magna erst vor dem Becken, hat also mit dem Schwanze nichts zu tun.

Digitized by Google

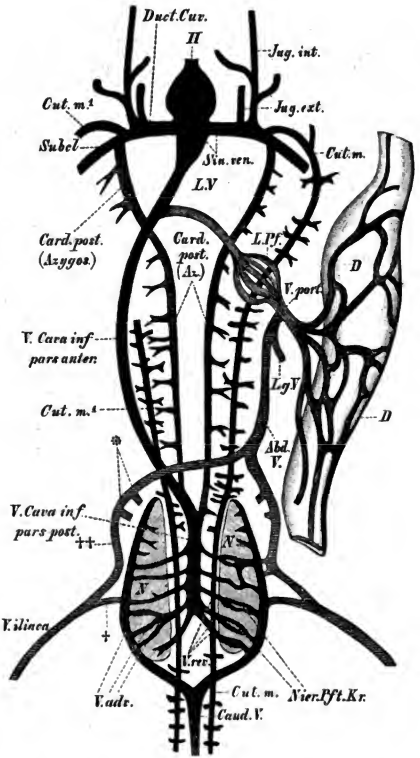


Fig. 359. Schematische Darstellung des Venensystems von Salamandra maculosa. *Card.post (Azygos)* bedeutet die hintere Kardinalvene, resp. Azygos, *Caud.V* Kaudalvene, die sich am hinteren Umfang der Nieren (*N, N*) teilt, *Cut.m.* V. cutanea magna, *Cut.m*¹ dieselbe der anderen Seite abgeschnitten, *Cut.par.* V. cutanea parva, *D, D* Darm, von dem die Pfortader *V. port.* entspringt, *Duct. Cur.* Ductus Cuvieri, *H* Herz, *Jug.int.* und *ext.* Jugularis interna und externa, *Lg* Längsvene des Darmes, *L.pf.* Leberpfortader-Kreislauf, *Sin.ven.* Sinus venosus, *Subcl* Subclavia, *L.V* Lebervene, *V.adv., V.rev.* Venae advehentes und revehentes des Nierenpfortaderkreislaufs (*Nier.Pft.Kr.*), *V.iliaca*, welche sich in einen hinteren (+) und vorderen (++) Ast teilt; ersterer tritt zur Niere, letzterer konfluiert mit seinem Gegenstück zur Bildung der Abdominalvene (*Abd.V.*); letztere bezieht ihr Blut auch noch durch die Zweige * von der Kloake, der Blase und dem hinteren Abschnitt des Enddarmes. Der hintere und vordere Abschnitt der hinteren Hohlvene ist mit *V. cava inf. pars post.* und *pars anter.* bezeichnet.

Digitized by Google

Amnioten.

Der in den Bereich der embryonalen Urniere fallende hintere Abschnitt der rechten V. cardinalis posterior lässt bei Amnioten, wie bei Dipnoërn, den hinteren Teil der unteren Hohlvene aus sich hervorgehen, während die vordere (Leber-) Portion derselben wie bei Amphibien entsteht (s. diese).

Bei den verschiedenen Gruppen der Reptilien und Vögel werden die vorderen Abschnitte der hinteren Kardinalvenen in verschiedenem Grade rückgebildet und durch neue Venen, nämlich durch die Vv. vertebrales[1]) ersetzt; bei den Säugetieren persistieren sie dagegen als die Vv. azygos. Zwischen diesen entsteht eine Anastomose, und eventuell bildet sich im Anschluss an den Schwund der linken oberen Hohlvene die vordere Portion des Gefässes der linken Seite mehr oder weniger stark zurück, so dass es nun als V. hemiazygos bezeichnet wird. Die Folge davon ist, dass jetzt das Blut von beiden Seiten in das Gefäss der rechten Seite (V. azygos) gelangt. Dieses mündet in den rechten Ductus Cuvieri, resp. in den aus letzterem hervorgehenden Endstamm der V. cava superior. Da nun das Azygos-System in der Lumbal- und Beckengegend auch mit dem Quellgebiet der unteren Hohlvene in Verbindung steht, so stellt es eine wichtige Kommunikation zwischen der unteren und oberen Hohlvene dar.

Die vorderen Kardinalvenen werden, wie bei niederen Vertebraten, zu den Jugularvenen, welche sich zusamt der V. subclaviae und den Vertebral- und Azygosvenen in die Ductus Cuvieri öffnen.

Dass bei gewissen Säugern die Ductus Cuvieri, resp. die oberen Hohlvenen beider Seiten bestehen bleiben, während bei anderen das Gefäss linkerseits auf geringe Spuren (Sinus coronarius cordis) in nachembryonaler Zeit rückgebildet wird, wurde schon des genaueren erörtert, und es ist hier nur noch zu erwähnen, dass auch bei Reptilien und Vögeln die Ductus Cuvieri beider Seiten das ganze Leben persistieren.

Ein Nierenpfortader-System tritt in Verbindung mit der Embryonalniere bei allen Reptilien und Vögeln auf, doch finden sich auch bei Säugetieren noch Spuren davon, und zwar am besten ausgeprägt bei Echidna-Embryonen[2]).

Überhaupt zeigen die Monotremen, wie schon im Kapitel über das Herz hervorgehoben wurde, in ihren Kreislaufverhältnissen noch viele Anklänge an die Sauropsiden. Ähnliches gilt auch für gewisse Marsupialier, wie z. B. für Didelphys (vergl. F. W. Mc Clure).

Bei allen erwachsenen Sauropsiden und Mammalia wird ein Nierenpfortadersystem vermisst, oder ist es nur, wie bei gewissen Reptilien und Vögeln, in schwachen Spuren nachweisbar.

Wie bei Fischen, so erscheinen auch bei Amnioten in der Embryonalzeit zuerst die Venae vitellinae s. omphalo-mesen-

[1]) Der letzte Anstoss zu ihrer Entstehung liegt stets in der Rückbildung der Urniere.
[2]) Der Grund des allmählichen Schwindens eines Nierenpfortader-Kreislaufes beruht auf den Gefässverhältnissen, und zwar speziell auf der sich entwickelnden Verbindung zwischen der hinteren Hohlvene und den hinteren Kardinalvenen.

Digitized by Google

tericae, von deren Bedeutung schon wiederholt die Rede war. Sie fliessen vor ihrer Einmündung in den Sinus venosus cordis zu einem unpaaren Stamme zusammen.

Die vom Darm aussprossende Leber umwächst nun die vereinten Dottervenen, und diese schicken Zweige in die Lebersubstanz hinein (Venae advehentes); andererseits nehmen sie aus der Leber venöse Bahnen (Venae revehentes) auf, aus welch letzteren sich später die Lebervenen, eine rechte und eine linke, bilden. Dabei

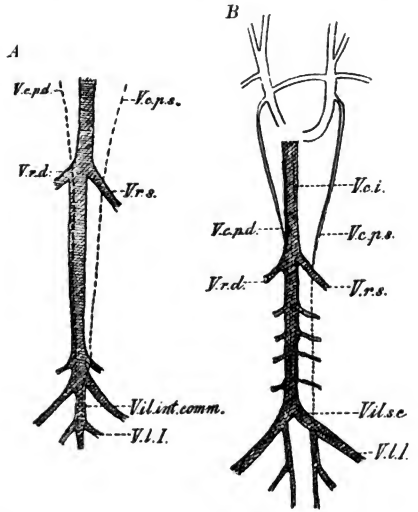


Fig. 360. Schematische Darstellung der Beziehungen der hinteren Kardinal- und unteren Hohlvenen beim Kaninchen A und beim Mensch B. Nach Hochstetter. *V.c.i.* V. cava inferior, *V.c.p.d.*, *V.c.p.s.* V. cardinalis posterior dextra und sinistra, *V.il.s.c.* V. iliaca communis sinistra, *V.il.int.comm.* V. iliaca interna communis, *V.l.l.* V. lumbalis I., *V.r.d.*, *V.r.s.* Vena renalis dextra und sinistra.

geht der venöse Hauptstamm der Dottervene, soweit er innerhalb des Lebergewebes liegt, eine Rückbildung ein, bis er schliesslich ganz schwindet, so dass jetzt alles Blut der Venae omphalomesentericae auf dem Wege der Venae advehentes und revehentes die Leberkapillarität durchsetzen muss. Dasselbe gilt für die Vena mesenterica, welche sich unterdessen im Bereich des Darmes entwickelt hat und welche, von hier aus das venöse Blut sammelnd, das eigentliche Wurzelgebiet der Leber-Pfortader darstellt. Ihr Endstück kommuniziert mit demjenigen

Digitized by Google

Abschnitt der vereinigten Dottervenen, welcher eben im Begriff ist, sich in die Leber einzusenken, und das aus diesem Zusammenfluss hervorgehende starke Gefäss stellt den Stamm der Leber-Pfortader dar.

Während nun mit dem Schwund des Dottersackes das ausserhalb der Leber liegende Gebiet der Venae omphalo-mesentericae immer mehr verödet und allmählich zugrunde geht, wird das ganze System der Venae advehentes schliesslich nur noch von dem mit dem Darm immer mehr sich vergrössernden Quellgebiet der Pfortader gespeist.

Endlich muss auch noch die Vena umbilicalis einer Betrachtung unterzogen werden. Auch sie ist, wie die Dottervenen, ursprünglich paarig und entspricht phylogenetisch den Venae laterales der Selachier und der Vena abdominalis s. epigastrica des Ceratodus und der Amphibien. Ursprünglich fast ausschliesslich die Rolle von Bauchwandvenen spielend, gewinnen jene Venen später Beziehungen zu der Allantois und können eventuell mit der V. cava inferior in Verbindung treten. Später erst, mit dem zunehmenden Wachstum der Allantois, treten sie in immer wichtigere Beziehungen zu dieser, sowie auch unter Umständen zu den Chorionzotten und der Placenta. Mit anderen Worten: die Umbilikalvenen. resp. eine derselben (s. u.), bilden bei jenen Säugetieren, welche es zu einem Mutterkuchen (Placenta) bringen, die wichtigsten Zufuhrwege, auf welchen der Fetus das arterielle Blut seitens des mütterlichen Organismus erhält [1]).

Anfangs münden nun beide Umbilikalvenen direkt an jener Stelle des Sinus venosus des Herzens aus, wo sich die Cuvier'schen Gänge in letzteren einsenken, später aber erleidet die rechte Umbilikalvene eine Rückbildung, während sich die linke mit dem Gefässnetz der Leber in Verbindung setzt, und der eigentliche Stamm obliteriert.

Infolgedessen ist nun das Umbilikalblut, bevor es zum Herzen gelangt, gezwungen, den Leberkreislauf durchzumachen. Erst ganz allmählich kommt es zur Herausbildung einer direkten Verbindung zwischen der schliesslich allein noch übrig bleibenden V. umbilicalis sinistra und jenem letzten, die Venae revehentes aufnehmenden Rest der vereinigten Dottervenen. Jene direkte Blutbahn ist der Ductus venosus (Arantii), und dessen Einmündung in den Stamm der Dottervene entspricht genau der Stelle, von welcher aus inzwischen schon längst die Cava inferior ihre Entstehung genommen hat [2]). Wenn die definitiven Verhältnisse erreicht sind, so imponiert die untere Hohlvene als die Hauptbahn, in welche sich die aus dem System der Venae revehentes gebildete Vena hepatica dextra und sinistra einsenken, während der Ductus venosus

[1]) Unter den gleichen physiologischen Gesichtspunkt fällt der Allantoiskreislauf der Sauropsiden, von welchem im nächsten Kapitel ausführlicher die Rede sein wird.

[2]) Nach J. Broman erhält der Magen der verschiedensten Säuger, inkl. Mensch, in früher Embryonalzeit eine arterielle Blutzufuhr von seiten des Ductus venosus (Arantii). Dazu kommen aber natürlich auch noch Zweige aus der A. coeliaca, und diese allein persistieren, während die erstgenannten Gefässe allmählich schwinden.

Digitized by Google

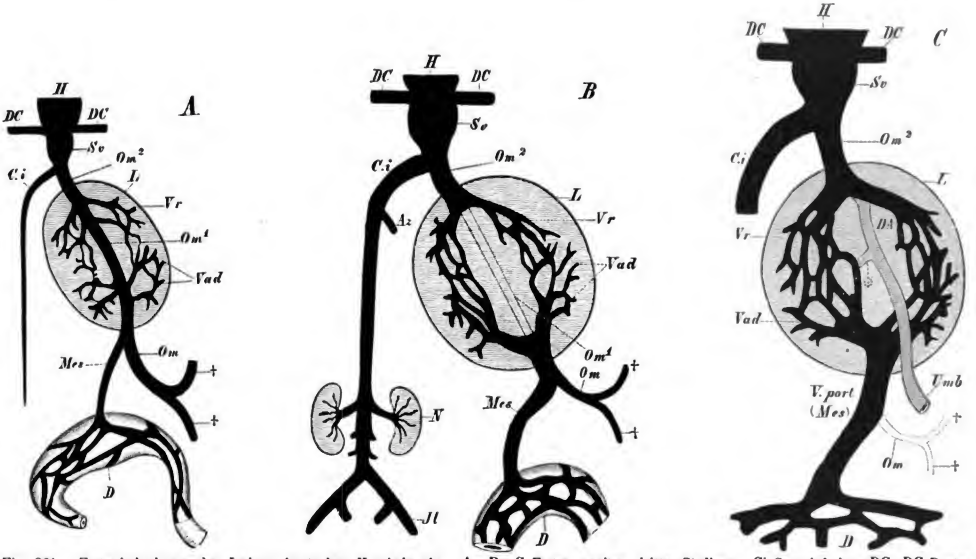


Fig. 361. Entwickelung des Leberpfortader-Kreislaufs. A, B, C Erstes, zweites, drittes Stadium. *Ci* Cava inferior, *DC*, *DC* Ductus Cuvieri, *H* Herz, *L* Leber, *Om*, *Om*¹, *Om*² die drei Abschnitte der Vena omphalo-mesenterica; der erste zeigt noch bei †† seine ursprüngliche Doppelnatur. *Se* Sinus venosus. Im Stadium B kommt der zweite, in der Lebersubstanz liegende Abschnitt *Om*¹ zum Schwund, so dass jetzt *Om* und *Om*² nur durch Kapillarität verbunden sind. Im Stadium C ist das Anfangsstück (*Om*) ganz geschwunden, dagegen hat sich die Nabelvene (*Umb*) entwickelt, *Az* V. azygos, *DA* Ductus venosus (Arantii), *Jl* V. iliaca, *Mes* V. mesenterica, spätere V. portarum (*V.port*), die das Blut aus dem Darm (*D*) bezieht, *N* Niere, *Vad* Venae advehentes, *Vr* Venae revehentes, * Verbindung der Nabelvene mit der Leberkapillarität.

Digitized by Google

(Arantii) mit dem Aufhören des Allantois-, resp. Plazentarkreislaufes zu einem Bindegewebsstrang degeneriert[1]).

Die intraabdominale Portion der Umbilikalvene persistiert das ganze Leben hindurch bei Reptilien und bei Echidna als Vena epigastrica, verschwindet aber bei andern Säugern, sowie bei Vögeln.

Was die Extremitäten-Venen der Amnioten betrifft, so herrscht bezüglich ihrer Anlage überall eine fast völlige Übereinstimmung, und auch bei geschwänzten Amphibien (Tritonen) lässt sich derselbe Typus nicht verkennen. In Verfolgung des weiteren Entwickelungsganges jedoch treten zwischen den Amnioten und den genannten Anamnia bedeutende Verschiedenheiten auf, welche namentlich die Entwickelung des Gefässsystems der Zehen betreffen. Ob die bei den Embryonen der Fische auftretenden Extremitätenvenen mit denen höherer Wirbeltierformen in Einklang gebracht werden können, müssen weitere Untersuchungen lehren, doch ist diese Möglichkeit nicht ausgeschlossen.

Wundernetze.

Unter Wundernetzen versteht man den plötzlichen Zerfall oder die Auflösung eines venösen oder arteriellen Gefässes in ein Büschel feiner Äste, die, untereinander anastomosierend, schliesslich in ein Kapillarnetz sich auflösen, oder nach ihrer Auflösung wieder zu einem grösseren Gefäss konfluieren. Im ersteren Falle spricht man von einem unipolaren, im letzteren von einem bipolaren Wundernetz. Handelt es sich nur um Arterien, oder nur um Venen, so hat man es mit einem Rete mirabile simplex, bei Mischung beiderlei Gefässe aber mit einem Rete mirabile duplex zu tun.

Die Wundernetze, deren Grundursache wohl auf mechanische Verhältnisse während der Ontogenie zurückzuführen ist, haben immer eine Verlangsamung des Blutstromes und dadurch eine Veränderung der Diffusionsverhältnisse zum Ziele. Sie finden sich äusserst zahlreich in der ganzen Wirbeltierreihe, und zwar an den allerverschiedensten Stellen des Körpers, wie z. B. in den Nieren, wo ihre soeben skizzierte physiologische Aufgabe am klarsten hervortritt; ferner an den Augenästen der Carotis interna, in der Pseudobranchie und an den Gefässen der Schwimmblase der Fische, an der Pfortader, in der Schwanzregion der Eidechsenwirbelsäule, bei den meisten Säugetierordnungen, und unter diesen am stärksten entwickelt bei den Edentaten, dann aber auch bei Pinnipediern, Nagern, Beutlern und Halbaffen etc.

---

[1]) Bezüglich der eigenartigen Verhältnisse des Venen-Systems der Marsupialier vergl F. W. McClure.

Nach den Untersuchungen dieses und anderer Autoren handelt es sich dabei um eine ausserordentliche Variationsbreite, und diese betrifft nicht nur die verschiedenen Gruppen der Marsupialier, sondern kommt häufig auch individuell in einer und derselben Gruppe, wie z. B. bei Didelphys, zum Ausdruck. Im letzteren Fall gilt dies vor allem für das Quellgebiet der hinteren Hohlvene, bezüglich deren Komponenten im postrenalen Gebiet überhaupt kein Grundtypus statuiert werden kann.

Digitized by Google

Lymphgefässsystem.

Bei den Anamnia — und dies gilt in erster Linie für die Fische — sind die Lymphbahnen vielfach noch nicht deutlich differenziert, sondern zum grossen Teil an die grossen Blutbahnen, resp. an den Bulbus arteriosus und den Herzventrikel geknüpft, d. h. sie bilden in diesen Fällen, im adventitiellen Gewebe liegend, perivaskuläre Scheiden um dieselben. Ausserdem aber finden sich gleichwohl schon zahlreiche, selbständige Lymphgefässe, welche von einem Kapillarnetz unter der Haut entspringen und sich in den Ligamenta intermuscularia verbreiten. Auch der Darmkanal kommt dabei sehr in Betracht, und zwar bei allen Anamnia und Amnioten.

In Verbindung mit den Lymphgefässen kommen **Lymphherzen** vor. Bei Fischen sind sie noch wenig bekannt, sehr gut studiert dagegen sind sie bei Amphibien, Reptilien und Vogelembryonen. Bei Amphibien liegen sie entweder nur am hinteren Leibesende, zwischen Becken und Steissbein, oder auch noch, wie z. B. bei Fröschen, zwischen den Querfortsätzen des dritten und vierten Wirbels. Bei Urodelen[1]) finden sich zahlreiche Lymphherzen längs der Linea lateralis unter der Haut. Bei Reptilien sind nur hintere Lymphherzen vorhanden. Sie liegen auf der Grenze der Rumpf- und Kaudalgegend auf Wirbelquerfortsätzen oder Rippen. Ihre Wand ist, der eingelagerten Muskeln wegen, rhythmischer Kontraktionen fähig. Stets ist die Ein- und Ausmündung der Lymphherzen bei Amphibien und Reptilien mit Klappen versehen.

Bei Vogelembryonen liegen die Lymphherzen rechts und links an der Grenze der Sakral- und Coccygealwirbel, zum Teil bedeckt vom M. coccygeus dorsalis (M. levator coccygis). Die genaueren Verhältnisse der in der Anlage begriffenen Lymphherzen des Hühnchen-Embryos sind folgende. Ursprünglich handelt es sich um einen Konnex mit dem R. lateralis der ersten fünf Coccygealvenen, in späteren Entwickelungsstadien nur mehr aber mit dem Ram. lateralis der zweiten, dritten und vierten Coccygealvene. Um diese Zeit sind die Lymphherzen schon gut differenziert. Jene drei Coccygealvenen öffnen sich in den kaudalsten Abschnitt der Vena hypogastrica und der Venae coccygeo-medianae. Zugleich setzen sich jetzt [gegen den zehnten Tag der Bebrütung] die Lymphherzen mit dem allgemeinen Lymphsystem mittelst eines, oder (seltener) mittelst zweier Lymphgefässe in Verbindung. Diese dringen ins Becken ein und öffnen

[1]) In die den Truncus arteriosus der Urodelen umfassende Muskelzwinge (vergl. die Schilderung des Herzens) ist ausser dem Truncus selbst auch noch der mittlere Teil eines mächtigen Lymphsinus eingeschlossen, in den (— bei der Larve wenigstens —) die Lymphe aus dem gesamten Körper in zwei mächtigen Strömen eintritt und durch die systolische Kontraktion der Muskelschicht durch zwei paarige Stämme hindurch in die Venae jugulares inferiores getrieben wird, Dadurch wird jener Lymphsinus zu einem Lymphherzen gestaltet, welches A. Greil, dem wir diese Entdeckung verdanken, als centrales Lymphherz bezeichnet hat. Dieses Lymphherz ist mit einem Klappenapparat ausgestattet, und zwar befindet sich je ein Klappenpaar an den beiden zuführenden Stämmen, wodurch ein Entweichen der im Herzen komprimierten Lymphe in distaler Richtung verhindert wird. Am grösseren, abführenden linken Stamme stellt sich ein Klappenpaar der regurgitierenden, bereits entleerten Lymphe in den Weg.

Digitized by Google

sich dort in die die A. und V. pudenda communis umgebenden Lymphräume (Sala).

Bei 30—35 Tage alten Hühnchen (vom Ende der Bebrütung an gerechnet) existieren noch deutliche Spuren der Lymphherzen (vergl. Fig. 362).

Bei Säugetieren ist weder in embryonaler noch in späterer Zeit eine Spur von Lymphherzen nachzuweisen.

Ausnehmend grosse lakunäre Lymphräume finden sich unter der Haut der ungeschwänzten Amphibien, die dadurch leicht verschiebbar und vom Körper abhebbar erscheint. Diese subkutanen Lymphsäcke stehen mit den Rumpflymphsäcken des Cavum peritoneale in offener Verbindung.

Unter den Rumpflymphsäcken spielt bei Fischen, Dipnoërn und Amphibien der subvertebrale Lymphraum eine grosse Rolle. Er umhüllt die Aorta, resp. die Urogenitalorgane (Dipnoër) und steht mit dem im Gekröse liegenden (mesenterialen) Lymphraum, in welchen die Lymphgefässe des Darmes münden, in Verbindung. Bei Fischen und Dipnoërn liegt auch innerhalb des Wirbelrohres noch ein grosser lymphoider Längsstamm.

Je höher man nun in der Tierreihe emporsteigt, desto häufiger begegnet man Lymphbahnen mit selbständiger Wandung, und so unterscheidet man von den Vögeln an einen [bezw. zwei (Vögel)] prävertebral gelagerten, grossen Längsstamm, den Ductus thoracicus. Bei Vögeln, bei welchen die Lymphgefässe noch viel spärlicher entwickelt sind als bei Säugern, entwickeln sich die beiden Ductus thoracici in dem Gebiet zwischen Gl. thyreoidea und A. coeliaca. Sie stehen in wichtigen Beziehungen zu dem Ductus Botalli, der Aorta und der Vena cava superior, mit welch letzterer sie mehrfach kommunizieren. Die Verbindungen mit den weiten, die Aorta caudalis und abdominalis umgebenden Lymphräumen entstehen erst am zwölften Tage der Bebrütung (Fig. 362). Klappen finden sich im Lymphsystm der Vögel nur an sehr wenigen Stellen, und es erscheint nicht ausgeschlossen, dass das Fehlen der Lymphdrüsen in einem Kausalnexus mit jenem Mangel steht.

Dies gilt vielleicht auch für die Reptilien und die Anamnia[1]).

Bei Säugern beginnt der Ductus thoracicus in der Lendengegend häufig mit einer sinuösen Erweiterung (Cisterna chyli) und nimmt die Lymphe der hinteren Extremitäten, der Beckenorgane und die Chylusgefässe des Darmes auf. Nach vorne ergiesst er sich bei Säugern in die linke Vena brachio-cephalica und bei Sauropsiden auch in die rechte. In dieselben Venen mündet bei allen Amnioten von vorne her der Lymphstrom des Kopfes, des Halses

1) Über die Ontogenese des Lymphsystems lauten die Nachrichten noch recht spärlich. Nach Untersuchungen, welche Miss F. R. Sabin an Schweinsembryonen angestellt hat, entsteht das Lymphsystem in Form von zwei blind endigenden Sprossen, welche von Halsvenen ihren Ursprung nehmen. Klappen sind anfangs nicht vorhanden. Von jenen Sprossen, sowie von zwei ähnlichen, welche später in der Inguinalregion entstehen, wachsen die Lymphbahnen gegen die Haut zu und erweitern sich zu vier sackartigen Hohlräumen, von welchen sie sich weiter an der Haut bis zu ihrer Oberfläche hin verbreiten. Miss Sabin nennt jene sackartigen Hohlräume „Lymphherzen". Ob dies aber berechtigt ist, steht noch dahin.

Zu derselben Zeit wächst ein Lymphgang der Aorta entlang (Ductus thoracicus), und von diesem aus entwickeln sich die Lymphgefässe in die verschiedenen Organe hinein.

Digitized by Google

und der vorderen Extremitäten. Bei Säugern kommt dabei auch noch die rechte Thoraxhälfte in Betracht.

Die Lymphgefässe der Säuger sind, wie das venöse System,

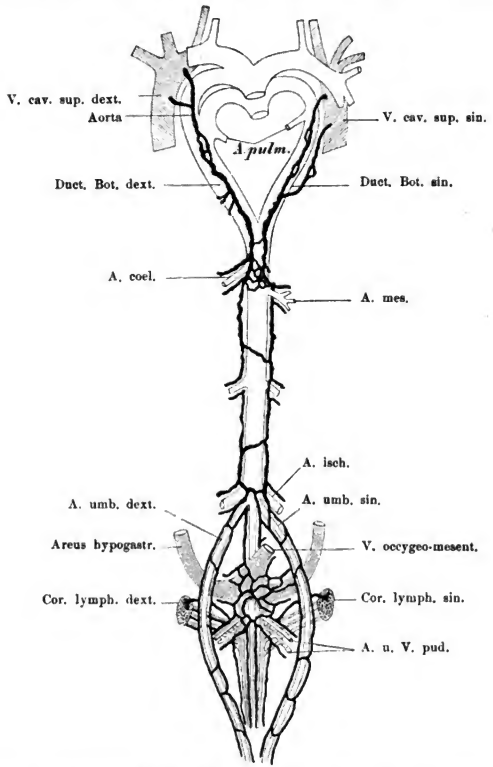


Fig. 362. Schematische Darstellung des Verlaufs der beiden Ductus thoracici, sowie der grossen abdominalen und kaudalen Lymphstämme eines Hühner-Embryos von 17 Tagen. Nach L Sala. Die Arterien sind hell, die Venen schraffiert, die Lymphherzen punktiert, die Lymphgefässe schwarz gehalten.

reichlich mit Klappen ausgerüstet, die ihrer Anordnung gemäss eine bestimmte Richtung des Lymphstromes garantieren und andererseits

Digitized by Google

eine Rückstauung desselben verhüten. Bei Reptilien und den Anamnia kommen keine Klappen vor. Nur an einer Stelle, nämlich an der Einmündung des Lymphstromes in das Venensystem, finden sich solche bei Fischen. Bei Amphibien und Reptilien beschränken sie sich auf den Ein- und Ausgang der Lymphherzen.

Wie das Blut, so besteht auch die Lymphe aus zwei Bestandteilen, nämlich aus **Flüssigkeit (Plasma)** und **zelligen Elementen (Lymphkörperchen, Leukocyten)**, welch letztere uns im Kapitel über das Blut und den Tractus intestinales schon einmal begegnet sind. Die amöboider Bewegungen fähigen Leukocyten zeigen überall da, wo sich eine adenoide Substanz unter einer Schleimhaut befindet, die Neigung, durch die Schleimhaut hindurchzutreten. Dies gilt nicht nur für die Darm- und Bronchialschleimhaut, sondern auch für die Conjunctiva des Auges, die Schleimhaut des Urogenitalapparates und namentlich für die Tonsillen, von welchen später noch die Rede sein wird [1]).

Eine sehr ausgedehnte Rolle spielt das lymphoide Gewebe in der Leibeshöhle der Fische und Amphibien. Es findet sich hier, ganz abgesehen vom Darmkanal und den die Bauchgefässe umscheidenden Bahnen, in starker Anhäufung ventral von der Wirbelsäule, wie namentlich in der Umgebung der Urogenitaldrüsen, welch letztere oft ganz darin eingepackt liegen (Dipnoër). Dahin gehören auch der sogenannte „Fettkörper" der Amphibien (vergl. den Urogenitalapparat) und Reptilien, sowie die lymphoiden Gewebsmassen am Störherzen. Endlich ist vielleicht auch die „Winterschlafdrüse" gewisser Nager und Insektivoren hierherzurechnen. Sie führt ihren Namen mit Unrecht, da sie im wesentlichen nur aus braunem, reich vaskularisiertem Fettgewebe besteht, das sich in der Achsel-, Brust-, Nacken- und Rückengegend findet und während des Winterschlafes resorbiert wird.

Eine innigere Vereinigung solcher Follikel führt dann zu jenen Bildungen, welche man als **Blutlymphdrüsen** oder als rote Lymphdrüsen und als **Lymphdrüsen** bezeichnet. Beide haben, was den Bau der umgebenden Kapsel und die sie durchflechtenden, bindegewebigen Trabekel anbelangt, manches Gemeinsame, d. h. sie sind durch eine ununterbrochene Reihe von Übergangsformen miteinander verbunden, beide unterscheiden sich aber in folgenden Punkten voneinander. Die Blutlymphdrüsen haben unter der Kapsel, sowie in den das centrale, lymphoide Gewebe trennenden Gebieten sinusartige, Blut und Lymphe führende Räume, welche zum Teil von einem bindegewebigen Maschenwerk durchsponnen sind und welche alle miteinander kommunizieren. Eine zuführende Arterie verästelt sich rasch, und aus dem centralen Sinus setzt sich dann eine Vene zusammen, die das Blut zum Hilus zurückführt [2]).

---

[1]) Die Bedeutung der Durchwanderung der Leukocyten besteht sicherlich zum grossen Teil in der Entfernung des der Rückbildung anheimfallenden Körpermaterials, bei welcher Tätigkeit die Leukocyten selbst zugrunde gehen. Möglicherweise hat der ursprünglich nur der Abfuhr dienende Prozess noch die andere Bedeutung, das betreffende Material anderen Körperstellen und Organen zu anderweitiger Verwendung zuzuführen. Sicheres ist hierüber noch nicht bekannt.

[2]) Eine Verbindung des Blutgefäss-Systems mit den Sinusräumen wird für die Blutlymphdrüsen von K. Helly nicht als sicher erwiesen betrachtet, vielmehr

Digitized by Google

Im Gegensatz dazu besitzen die eigentlichen Lymphdrüsen neben zu- und ableitenden Blutgefässen besondere zu- und ableitende Lymphgefässe, und beide Gefässsysteme sind vollständig voneinander getrennt. Das zuführende Lymphgefäss geht hier gleichfalls in sinusartige, miteinander kommunizierende und die Rindenfollikel sowie die Markstränge umgebende, überall von einem feinen, bindegewebigen Maschenwerk durchsetzte Räume über, aus denen dann am Hilus der Lymphdrüse die mit der Ausfuhr der produzierten Lymphzellen betrauten Vasa efferentia hervorgehen.

Als dritte hierher gehörige Bildung, welche zwischen den den primitivsten Zustand repräsentierenden Blutlymphdrüsen und den am höchsten differenzierten Lymphdrüsen sozusagen eine Mittelstellung einnimmt, ist die **Milz** zu erwähnen.

Insofern ihr die zu- und ableitenden Lymphgefässe fehlen, steht sie den Blutlymphdrüsen näher, ohne jedoch mit den letzteren durch Übergangsformen direkt verbunden zu sein. Was ihren Bau betrifft, so entsprechen die Milzknötchen den Rindenfollikeln und die Lymphscheiden der Arterien den Marksträngen; beide sind von einem centralen, arteriellen Blutgefäss durchbohrt. Die das ganze Organ durchsetzenden plexusbildenden Sinus, welche zum Teil wirkliche Hohlräume, zum Teil aber Maschenräume eines bindegewebigen Retikulums sind, führen Blut und Lymphe und gehen über in Arterien und Venen.

Die Hohlräume sind die sogenannten „Milzsinus" und die Maschenräume das „Milzparenchym". Beide aber, die rote „Pulpa" repräsentierend, sind gleichwertige Bildungen, insofern sie zusammen den einfachen Bluträumen der Blutlymphdrüsen entsprechen, in welche, wie oben bemerkt, die Arterien übergehen, und aus welchen sich die Venen zusammensetzen.

Ableitende Lymphröhrchen existieren auch in der Milz, sie ergiessen aber ihren Inhalt in die Sinus.

Während also die Hohlräume der Blutlymphdrüsen und der Milz von Blut und Lymphe durchströmt sind, ist bei den eigentlichen Lymphdrüsen eine reinliche Scheidung eingetreten, insofern hier die Maschenräume nur Lymphe enthalten, welche, wie oben erwähnt, zwischen zu- und ableitende Lymphgefässe gleichsam eingeschoben sind, oder wenn man will, gewissermassen sinuöse Erweiterungen solcher darstellen.

Halten wir Rückschau, so lässt sich folgendes Fazit ziehen: Die Milz und die Blutlymphdrüsen bilden zusammen eine Gruppe, die Lymphdrüsen gehören in eine zweite Gruppe, bei allen dreien aber strömt das Blut (Milz und Blutlymphdrüsen) und die Lymphe (Lymphdrüsen) nicht durchaus in Röhren, sondern in einem Maschenwerk, das einen wesentlichen Bestandteil des Gefässsystems darstellt

---

sollen die Arterien mit den Venen kapillär zusammenhängen, wie dies Helly auch für die Milz annimmt. Der ebengenannte Autor erblickt in den Blutlymphdrüsen Zerstörungsstätten für die roten Blutkörperchen und tritt energisch dafür ein, dass auch in den Blutlymphdrüsen das ganze Blutgefässsystem vom Lymphgefässsystem, die Sinus inbegriffen, vollständig getrennt ist.

Digitized by Google

und nicht etwa ein diesem vollständig fremdartiges Gewebe. Sowohl in den Blutlymphdrüsen als auch in der Milz, welche beide wesentlich in den Blutstrom eingeschaltet sind, zeigen die ableitenden Blutbahnen sinusartige Erweiterungen. Wie die Lymphdrüsen als Lymphfilter wesentlich in den Lymphstrom eingeschaltet sind, so sind die Milz und die Blutlymphdrüsen Blutfilter und ihrer Funktion entsprechend gebaut. Dabei werden die dem Untergang geweihten roten Blutelemente in den Maschenräumen zurückgehalten und von den dieselben auskleidenden Zellen (Endothelzellen) und den Leukocyten aufgenommen und verarbeitet (Phagocytose) (Weidenreich). Ausserdem muss aber wohl im Auge behalten werden, dass die gemeinschaftliche Aufgabe aller drei Bildungen, der Milz sowohl als auch der Blutlymphdrüsen und eigentlichen Lymphdrüsen, insofern eine und dieselbe ist, als sie in der Neuschaffung von Lymphkörperchen besteht, deren Bildungsstätten in allen drei Organen im wesentlichen einander gleichgesetzt werden können (vergl. die Arbeiten von Weidenreich).

Was nun die Form, das Vorkommen und die Entwickelung der in der Wirbeltierreihe allgemein verbreiteten Milz betrifft, so ist sie ursprünglich als ein entlang dem ganzen Darm sich erstreckendes Organ zu denken. Sie entsteht im Bereich des Mesenteriums, indem es hier zu einer Verdichtung des Mesenchymgewebes, Differenzierung zu einem Maschennetz, zur Anhäufung von Leukocyten und zu einem lokalen Wucherungsprozess des Coelomepithels kommt. Stets handelt es sich um ein in nahen Lagebeziehungen zum Pankreas stehendes Organ, welches die grössten Verschiedenheiten nach Ausdehnung und Lage zum Darmkanal, sowie auch hinsichtlich seines da und dort zu beobachtenden Zerfalls in mehrere Stücke erkennen lässt. In gewissen Fällen erhält der proximale oder distale Teil eine Reduktion, oder gilt dies für beide, so dass man dem Organ in der Mitte zwischen Magen und Enddarm (Hatteria) begegnet. Wieder in anderen Fällen erhält sich nur sein distaler (kaudaler) Abschnitt, welcher dann, wie bei Anuren und Cheloniern, am Beginn des Rektums getroffen wird. Sehr häufig liegt die Milz in der Höhe des Magens, wie dies z. B. für viele Säugetiere gilt, allein es ist hier eine sekundäre, von der Schlingenbildung des Darmes beeinflusste Entwickelung in proximaler Richtung nicht auszuschliessen, und Hand in Hand damit geht eine Lappenbildung, welche namentlich bei Monotremen und Marsupialiern gut ausgeprägt sein kann. Bei den Plazentaliern macht die Reduktion der Milzlappung immer weitere Fortschritte, doch lässt sie sich bis in die Reihe der Primaten hinein verfolgen[1]).

1) Was die Milz der Fische betrifft, so erscheinen hier genauere Untersuchungen dringend geboten. Ein Zerfall des Organes in mehrere Portionen ist ein häufiger Befund, und zwar können die einzelnen Teile gleich gross sein, oder vermag man ein grösseres Stück als Hauptmilz den kleineren Stücken als „Nebenmilzen" gegenüberzustellen. Ein ähnlicher Zerfall findet sich auch bei Schlangen. Bei Protopterus erscheint die Milz in die Magenwand eingeschlossen, und bei den Myxinoiden lässt sich ein in die Wand des ganzen Mitteldarmes eingelassenes eigentümliches Gewebe seinem Bau nach und speziell wegen der Beziehungen seiner Balken zu den Gefässen als eine lockere und diffuse Milz bezeichnen. Bei Ammocoetes ist ein ähnliches Gewebe in der Spiralfalte des Darmes entwickelt.

Digitized by Google

Die **Tonsillen** kommen in vollster Ausbildung den Säugern zu und bestehen aus einem paarigen, jederseits am Isthmus faucium, d. h. am Übergang der Mund- in die eigentliche Rachenhöhle, sowie in der letzteren selbst liegenden Organ (Pharynxtonsille). Hier wie dort handelt es sich um eine adenoide Grundsubstanz mit Infiltration von Lymphzellen, welche sich zu sogen. Follikeln ordnen.

Die Rachentonsille besitzt eine ziemlich grosse Verbreitung in der Wirbeltierreihe, wenn sie auch bei den Säugetieren nicht so konstant vorkommt wie die Gaumentonsille. Sie findet sich aber, im Gegensatz zu letzterer, schon bei Vögeln und Reptilien in guter Ausbildung und ist, wenn wir auch noch die Lymphfollikel der Zunge mit zum Vergleich herbeiziehen, von allen drei Anhäufungen lymphatischen Gewebes im Schlundgebiet offenbar die älteste. Auch bei Urodelen und Anuren finden sich bereits tonsillenartige Bildungen, und zwar teils am Dach, teils am Boden der Mundhöhle.

Beziehungen zwischen Mutter und Frucht in der gesamten Wirbeltierreihe.

I. Anamnia.

1. Selachier und Dipnoër.

Bei gewissen lebendig gebärenden Haien, nämlich bei Mustelus laevis und Carcharias, greifen Falten und Runzeln des embryonalen Dottersackes in entsprechende Vertiefungen der drüsenreichen Schleimhaut des Oviduktes (sogen. Uterus) ein. Hier wie dort ist ein grosser Blutreichtum vorhanden, und dabei senken sich die eng verflochtenen Gefässe des Dottersackes derartig in die mütterliche Mukosa hinein, dass der Eindruck entsteht, als handle es sich um jene Gebilde, die wir bei den Säugetieren als Kotyledonen kennen lernen werden.

Bei Pteroplatea micrura M. et H. (Gruppe der Trygoniden) erreichen die blutreichen Schleimhautzotten des Uterus eine sehr hohe Ausbildung und erscheinen gerade gegenüber den sehr weiten Spritzlöchern des Embryos besonders lokalisiert. Sie dringen nicht nur durch die Spritzlöcher, sondern ragen noch tief in den Schlund hinein, so dass das von ihnen gelieferte ernährende Sekret demzufolge direkt in den Ösophagus abtropft. Für dergleichen Zotten hat Alcock[1]) den Namen Trophonemata vorgeschlagen, und zwar in bezug auf ihre Funktion: die Sekretion einer nutritorischen Flüssigkeit, einer Art Uterinmilch oder „Embryotrophe", womit sich der Embryo im Uterus ernährt (Redeke).

Im Bereich der hinteren Extremität von Lepidosiren paradoxa männlichen Geschlechts finden sich merkwürdige Papillen, welche während der grössten Zeit des Jahres allerdings nur undeutlich sind, die aber zur Regenzeit, in welche die Fortpflanzung fällt, ausserordentlich schnell heranwachsen und sich innerhalb zweier oder

[1]) Alcock, A., Observations on the Gestation of some Sharks and Rays. Journ. Asiat. Soc. Bengal. LIX, 2, Nr. 1, 1890, pag. 51—56.

Digitized by Google

dreier Wochen zu langen, infolge ihres starken Blutgehaltes roten Fäden von 2—3 Zoll Länge entwickeln. Auch die Hauptachse der Hinterflosse nimmt dabei an Umfang zu. Nach der Laichzeit atrophieren die Fäden schnell und brechen dabei in einzelne Stücke auseinander.

Auch nach ihrer Rückbildung zeichnen sich die Papillen noch längere Zeit durch eine schwarze Pigmentierung aus.

Was diese Bildungen für eine physiologische Bedeutung haben, ist nicht klar, und man weiss nicht, ob es sich um accessorische Respirationsorgane handelt, doch ist dies sehr wahrscheinlich, weil die Männchen dadurch befähigt sind, stets unter Wasser zu bleiben und ihre Aufmerksamkeit den Eiern zu widmen.

Die Eier werden in tiefen, gestreckt oder gekrümmt verlaufenden Höhlungen, welche sich horizontal unter dem Sumpfgrund hinziehen, abgelegt. In diese Höhlungen führen vertikal verlaufende, an ihrer Mündung 4—5 Zoll weite Schächte hinab. Die Höhlungen sind 2—4—5 Fuss lang. Nachdem die Eier abgelegt sind, bleibt das Männchen bei ihnen. Ob es auch zurückbleibt, wenn die Jungen ausschlüpfen, ist nicht bekannt.

Über die Art der Eiablage und der Befruchtung ist nichts bekannt. Nach der Meinung der Eingeborenen findet keine Kopulation statt, und die Befruchtung der Eier soll erst nach deren Ablage erfolgen. Jedenfalls darf die oben beschriebene Bauchflosse nicht als ein Kopulationsorgan angesprochen werden.

Die Entwickelung des Eies verläuft zuerst nach dem Ganoiden-, dann aber auch nach dem Petromyzonten- und Amphibientypus; auch bildet sich z. B., wie dies so häufig bei Anurenlarven vorkommt, ein Haftorgan.

Vier äussere Kiemenbüschel erscheinen, wovon die drei vorderen den äusseren Kiemen der Urodelen homolog sein sollen. Die Larve gleicht bei oberflächlicher Betrachtung einer Kaulquappe und zur Zeit der Metamorphose einer Tritonlarve. (Vergl. Graham Kerr.)

2. Teleostier.

Bei den viviparen Teleostiern begegnet man verschiedenen Ernährungsmöglichkeiten des Embryos. So finden wir bei der lebendig gebärenden Aalmutter oder Aalquappe (Zoarces viviparus) (— und ähnliches gilt wahrscheinlich auch für die Embiotocoidea (Halconoti) —) während der Schwangerschaft im Innern des Ovariums ausserordentlich blutreiche Zotten, welche aus den entleerten Follikeln (Corpora lutea) des Eierstocks hervorgegangen sind. Sie scheiden in die Höhlung des Ovariums eine seröse, trübe, reichlich von Blut- und Lymphzellen durchsetzte Flüssigkeit aus, von welcher die zahlreichen, zu dichten Klumpen zusammengeballten Embryonen umspült werden. Letztere führen Schluckbewegungen aus, und so gelangt jene Flüssigkeit in den Darm, in dessen letztem, blutreichen Abschnitt die Blutzellen verdaut werden.

Das Ei der viviparen Cyprinodonten entwickelt sich innerhalb des blutreichen Follikels; es wird also eine ausreichende Ernährung für jedes einzelne sich entwickelnde Ei durch einfache

Digitized by Google

Diffusion aus dem Blut stattfinden können. Auch bei einem nahen Verwandten des Zoarces, nämlich bei Clinus, ist eine ähnliche Ernährung der Jungen in den Follikeln mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, und die Zahl der viviparen Arten in der Gruppe der Bleniiden wird sich sicherlich bei näherer Untersuchung noch als eine grössere herausstellen.

Endlich ist hier noch der vivipare Anableps zu erwähnen, dessen gefässreicher Dottersack Zotten erzeugt, mittelst deren die von den erweiterten Kammerwänden des Ovariums abgeschiedene Ernährungsflüssigkeit resorbiert wird. (Vergl. Wiedersheim, Brutpflege bei niederen Wirbeltieren.)

3. Amphibien.

Bei Amphibien finden sich bei dem schwarzen Erdsalamander (Salamandra atra) ausserordentlich interessante Verhältnisse. Von den zahlreichen, jederseits in den Eileiter, bezw. Uterus eintretenden Eiern entwickelt sich in der Regel in jedem der beiden Fruchtbehälter nur ein einziges, und zwar immer nur das unterste, dem Uterusausgang zunächst liegende Ei, während die übrigen Eier aufgelöst werden und zu einer gemeinschaftlichen Dottermasse zusammenfliessen. Hat der Embryo sein eigenes Dottermaterial aufgebraucht, so eignet er sich die übrige Dotterflüssigkeit des Uterusraumes durch Verschlucken und Verdauen ebenfalls an, und ist dadurch imstande, alle Entwickelungsstadien der Urodelenbrut bis zur Entwickelung eines luftatmenden Landsalamanders im Mutterleibe durchzumachen. Wesentlich unterstützt wird er dabei dadurch, dass sich die ausserordentlich langen, blutreichen, fiederartig gestalteten Kiemen der uterinen Schleimhaut aufs innigste anlegen und so einen Gasaustauch vermitteln[1]). (Über die Brutpflege der Amphibien vergl. Wiedersheim, Brandes und Schoenichen).

II. Amnioten.

Während bei den Anamnia der Embryonalkörper selbst die Atmung, und zwar zunächst bloss durch die äussere Haut, später aber durch Kiemen besorgt, dienen die Gefässe des Dottersackes in erster Linie ernährenden Zwecken. Daneben aber mögen sie wohl auch respiratorische Funktion ausüben. Auch bei Amnioten ist die erste embryonale Atmung blosse Gewebsatmung, allein später, wenn der Körper voluminöser, in den Dottersack versenkt und von der Oberfläche immer mehr abgekapselt wird, kann jene Form der Atmung natürlich nicht mehr ausreichen, und da Kiemen- und Lungenatmung nicht in Betracht kommen, so fällt den Gefässen des Dottersackes neben ihrer nutritorischen auch die respiratorische Funktion zu. In dieser Doppelfunktion treffen wir den Dotterkreislauf auf gewissen mittleren Entwickelungsstufen der Sauropsiden, Monotremen und viviparen Säuger. Hiervon, sowie von der

[1]) Hinsichtlich der Übergangsstufen in der Art der Fortpflanzung von Salamandra maculosa und atra verweise ich auf die z. T. auf experimentelle und statistische Studien sich stützende Arbeit von P. Kammerer.

Digitized by Google

Anbahnung neuer respiratorischer und nutritiver Beziehungen zwischen Mutter und Frucht kann aber erst später wieder die Rede sein, nachdem gewisse, bereits in der entwickelungsgeschichtlichen Einleitung dieses Buches erwähnte fetale Gebilde einer genaueren Besprechung unterzogen sein werden. Ich meine das Amnion und die Allantois. Letztere, die primitive embryonale Harnblase, erfährt bei Amphibien keine so gewaltige Ausbildung, wie bei den meisten Amnioten, wo sie sich mächtig entwickelt und infolge davon aus den noch ungeschlossenen Bauchdecken prolabiert, d. h. extraembryonal zu liegen kommt. Dabei erreicht sie hier eine sehr hohe physiologische Bedeutung und beschränkt sich in der Regel nicht etwa nur darauf, das Exkret der embryonalen Niere aufzunehmen, sondern tritt auch, wie später gezeigt werden soll, zur Atmung und (bei den höheren Säugern) indirekt zur Ernährung des Fötus in innigste Beziehung.

Die Entwickelung des Amnion steht in engem kausalem Zusammenhang mit dem terrestrischen Aufenthalt, bezw. mit der Dotterzunahme, d. h. der Erhöhung der relativen Schwere der Eier.

Ein Blick auf Fig. 8, 9, 10 zeigt, dass das Amnion, entsprechend seiner Anlage, ursprünglich aus zwei Schichten besteht, einer inneren, dem eigentlichen Amnion und einer äusseren, dem falschen Amnion. Letzteres liegt der Dottermembran innig an und bildet die sogenannte seröse Membran oder Serosa.

Während nun die Allantois heranwächst, erstreckt sie sich in den mit dem Coelom in direkter Verbindung stehenden Raum zwischen das wahre und falsche Amnion hinein und kann eventuell den ganzen Embryo umgeben [1]).

1. Reptilien.

Bei dem viviparen Seps chalcides sind die Eier im Gegensatz zu denjenigen anderer Reptilien ziemlich arm an Nahrungsdotter. Infolgedessen kommt es zu ausserordentlich nahen Beziehungen zwischen Mutter und Frucht, welche in gewissem Sinne an diejenigen der Säugetiere erinnern. Es bildet sich nämlich an dem einen Eipol eine Allantois-, an dem anderen eine Dotterplacenta. Die Allantoisplacenta übertrifft die Dotterplacenta an Ausdehnung und physiologischer Bedeutung weit, und ihre zahlreichen Erhabenheiten sind in Gestalt von Runzeln und Papillen in die Zwischenräume und Vertiefungen der zottentragenden Uterusstelle, wo die mütterliche Placenta liegt, enge eingelassen. Die beiderseitigen Epithelflächen kommen zu unmittelbarer Berührung; sowohl der fetale als der mütterliche Teil ist reich an Gefässen.

Auch bei anderen Sauriern (Trachydosaurus und Cyclodus) sowie bei Cheloniern kommt es zu einer Art von Dotter-Placenta. Bei Cheloniern sind daran übrigens auch die Allantoisgefässe beteiligt.

[1]) Der Ausbildungsgrad der Allantois ist ein nach verschiedenen Tiergruppen stark wechselnder. So ist sie z. B. bei Monotremen sehr gross und nimmt schliesslich mehr als die Hälfte der Ei-Oberfläche in Anspruch. Niemals aber überwächst sie den Dottersack und schiebt sich zwischen ihn und die seröse Hülle. Wie bei Cheloniern existiert eine Verwachsungsnaht zwischen Amnion und seröser Hülle. Geradezu monströs ist die Allantois bei Huftieren, minimal dagegen bei manchen Nagern.

Digitized by Google

2. Säugetiere.

Der Umstand, dass sich auch bei Säugetieren noch ein Dottersack (hier „Nabelbläschen" genannt) und ein Dotterkreislauf entwickeln, beweist ihre Abstammung von Tieren, die früher, ähnlich wie die Sauropsiden, grosse dotterreiche Eier besessen haben, die also ovipar gewesen sein müssen, wie die heutigen Monotremen. Letztere produzieren heute noch grosse, dotterreiche Eier[1]), und auch das Ei der Marsupalier besitzt eine stattliche Grösse. Auf primitive Verhältnisse weisen auch die Eihäute, wie z. B. das Amnion, zurück.

Bei den plazentalosen Beutlern wird im Eileiter, ähnlich wie bei Reptilien und Vögeln, eine Eiweiss- oder Gallertschicht um den Keim ausgeschieden, und nach aussen davon findet sich noch ein Rest der dem Ei aufsitzenden Granulosazellen, die sogenannte „Granulosamembran". Die Ernährung im Uterus erweist sich als sehr primitiv. Die Keimblasen schwimmen in einer an geformten Elementen armen Lymphe und können bei gewissen Spezies vorübergehend etwas mit dem Uterus verkleben. Am fünften Tage nach Beginn der Furchung wird die Resorption der accessorischen Keimhüllen eingeleitet, d. h. die Gallert- oder Eiweissschicht wird von dem Ektoderm resorbiert. Dabei wachsen die Zellen des Chorionektoderms der nun nackten Keimblasen stellenweise zu enormen „Nährzellen" heran und vergrössern so die resorbierende Fläche. Zu einer Verbindung der Chorionoberfläche und der Uterusinnenfläche kommt es nicht. Schon nach acht Tagen werden die Embryonen in sehr unvollkommenem Zustande geboren, im Beutel ausgetragen und mit dem Sekret der Mammardrüsen ernährt (Selenka).

Erst ganz allmählich, nachdem die Säugetiere ihren Dottergehalt einbüssten, erwuchs ihnen durch den langen, intrauterinen Aufenthalt eine ungleich ergiebigere, unbeschränkte Nahrungsquelle seitens der Mutter, so dass es jenes Dottermateriales nicht mehr bedurfte. Es kam zu immer innigeren Beziehungen zwischen mütterlichem und fetalem Gefässsystem; allein wie ausserordentlich langsam sich dieser Prozess vollzog, beweist die Tatsache, dass heute noch zwei niedere Säugetierordnungen existieren, welche es noch nicht zu der eben genannten Verbindung gebracht haben; es sind dies die Monotremen und die grösste Zahl der Marsupialier (s. oben). Man nennt sie daher **Mammalia aplacentalia** s. **achoria** und stellt ihnen die übrigen Säuger als **Mammalia placentalia** s. **choriata** gegenüber. Synonyma dafür sind Prototheria (Monotremen), Metatheria (Marsupialier) und Eutheria (die übrigen Säuger) (s. pag. 12).

Wenn auch in der Reihe der Plazentalier mit dem intrauterinen Leben der Dottersack der (Allantois-) Placenta gegenüber im allgemeinen mehr oder weniger in den Hintergrund tritt, spielt derselbe doch bei gewissen Plazentaliern nicht nur als erstes Organ der embryonalen Atmung noch eine Rolle, sondern er tritt auch in Bezie-

[1]) Das Ei von Ornithorhynchus misst 2,5, das von Echidna sogar bis zu 4 mm, wann es aus dem Follikel in den Ovidukt tritt. Beide sind meroblastisch! Bei der Ablage des Eies von Echidna hat dasselbe einen grösseren Durchmesser von 16,5 und einen kleineren von 13 mm. Während seines Aufenthalts im Eileiter hat es eine pergamentartige Schale erhalten. Bei Ornithorhynchus enthält letztere Kalk, bei Echidna nicht.

Digitized by Google

hung zur Ernährung des Embryos, kurz seine Gefässe kommen in so innige Berührung mit der Uterinschleimhaut, dass man von einer mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Dotterplacenta sprechen kann. Dies gilt z. B. für Nager, Insektenfresser, Fledermäuse, Fleischfresser und Huftiere[1]).

Bevor es noch zur Differenzierung eines Dotter- oder Nabelbläschens kommt, werden die Eier, nachdem sie schon im Eileiter ebenfalls von einer ernährenden Gallertschicht umhüllt worden waren, durch das Sekret der Uterus-Drüsen, bezw. durch Uterinlymphe („Embryotrophe"), welche die Gebärmutterschleimhaut durchsetzt und welcher grössere oder geringere Massen von Leukocyten, abgeschnürte Epithelien der Uterindrüsen und Fett beigemischt sein können, ernährt; auch mehr oder weniger reichliche Blutergüsse aus der Uterusschleimhaut tragen mit zur Ernährung des jungen Keimes bei (vergl. die viviparen Teleostier)[2]).

Diese Art der Ernährung durch Leukocyten, lymphoides Transsudat, Uterusdrüsensekret, Gewebszerfall und Extravasat persistiert auch noch während der Plazentationsperiode, d. h. die betreffenden Stoffe werden von der Placenta fetalis aufgenommen. Nur bei den diskoidalen Plazenten (s. später) tritt sie gegenüber dem Stoffwechsel von Gefäss zu Gefäss in den Hintergrund.

Frische, lebende Leukocyten gehen nie aus dem mütterlichen Blut in die embryonale Blutbahn über, sondern stets sind es zerfallene Leukocyten, die für die Frucht in Frage kommen. Sie bilden dauernd oder vorübergehend die geformten Bestandteile der „Embryotrophe".

Kurz, es zeigt sich trotz aller Variationen im einzelnen, dass neben den Transsudaten, dem Drüsensekret und dem mütterlichen Blut die Gewebe der mütterlichen Placenta in mehr oder minder ausgiebiger Weise abgebaut, der Embryotrophe beigemischt und als Nährmaterial für die Frucht verwendet werden.

Durch Histolyse und Phagocytose werden die Stoffe von dem Fruchtblasenmantel (Trophoblast) den zerfallenden mütterlichen Geweben entnommen, verarbeitet und assimiliert. Dass neben diesen Vorgängen, namentlich in den späteren Stadien der Gravidität auch osmotische Prozesse bei der Ernährung der Frucht wirksam sind, soll selbstverständlich nicht geleugnet werden. (R. Bonnet.)

Bei Monotremen und Marsupialiern beteiligen sich sowohl der Dottersack als auch die Allantois an der Respiration. Während sich aber bei den Monotremen (vergl. das Kapitel über das Integument) beide die Wage halten, übernimmt bei den Marsupialiern der Dotterkreislauf allein oder doch zum grössten Teil (Phascolarctos) jene Funktion, bezw. die Ernährung, und die Allantois dient hier, abgesehen von Perameles, von dem gleich wieder die Rede sein

[1]) Der Dottersack hat also hier im Laufe der Phylogenese einen Funktionswechsel erfahren, indem die Aufsaugung der Nährstoffe von seiten seiner Gefässe nicht mehr an der dotterreichen entodermalen Fläche desselben, sondern an der äusseren, der Uterinschleimhaut anliegenden Fläche erfolgt. Seine aus dem Embryo kommenden Arterien führen venöses Blut, wie die Nabelarterien, während das arterielle Blut, wie dies sonst durch die Venae umbilicales geschieht, aus der Dotterplacenta auf dem Weg der Venae omphalo-mesentericae zum Embryo zurückkehrt.

[2]) Vergl. auch R. Bonnet, Über Embryotrophe, sowie die Schriften von Hubrecht, Selenka, van Beneden, Duval und Strahl.

Digitized by Google

wird, ausschliesslich als Harn-Reservoir. Da sie also von keiner irgendwie nennenswerten ernährenden Funktion ist, wird das Junge in einem relativ frühen, sozusagen unreifen Stadium geboren und wird dann in den mütterlichen Beutel (Marsupium) aufgenommen, wo es, die mütterliche Zitze erfassend, anfangs wesentlich durch die Wirkung des die Mamma auspressenden Muskels zum Genusse der Milch kommt (vergl. das Kapitel über das Integument, den Kehlkopf und den „Descensus testiculi" im Kapitel über das Urogenitalsystem).

Die Ränder des Mundes — d. h. Epithel mit Epithel — verwachsen nach Aufnahme der Zitze miteinander bis auf eine kleine, rundliche Öffnung zur Aufnahme für die Zitze. Letztere formt sich genau nach der Mundhöhle, und indem ihr Ende anschwillt, bleibt das hilflose Junge mühelos daran hängen. Später öffnet sich dieser „Saugmund" wieder und erlaubt zeitweiliges Verlassen der Zitze.

Die Allantois von Phascolarctos erreicht, wenn auch nur auf eine verhältnismässig kleine Strecke, die Falten der Uterusschleimhaut. Zu einer wirklichen Allantois-Placenta kommt es nicht, wohl aber ist dies bei Perameles obesula der Fall; hier verwächst nämlich die seröse Hülle innig mit der Uterusschleimhaut und bildet kleine, von den Kapillaren der Allantoisgefässe eingenommene Zotten.

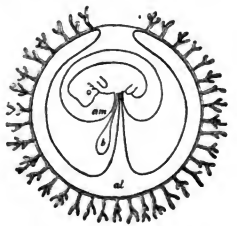


Fig. 363. Schema der Fetus-Membranen eines plazentalen Säugetieres. Nach Boas. *al* Allantois, *am* Amnion, *b* Dottersack oder Nabelbläschen. Der äusserste Kontur der Figur stellt die seröse Membran dar. Mit letzterer ist die äussere Wand der Allantois verwachsen, und in ihre hohlen, zottenartigen Auswüchse kommen die Allantoisgefässe zu liegen.

So repräsentiert also Perameles eine wichtige Zwischenform zwischen Phascolarctos einer- und den Plazentaliern andererseits. Dies ist um so bemerkenswerter als Perameles im Verhalten des weiblichen Urogenitalapparates ungleich primitivere Charaktere aufweist, als alle übrigen australischen Beutler.

Bei den höheren Säugetieren hat die Dottersackplacenta gewöhnlich nur eine sehr vorübergehende Bedeutung, obgleich wohl zu beachten ist, dass sie in einigen Fällen, wie z. B. bei Nagern, an der Atmung und an der Ernährung während des ganzen Uterinlebens teil nehmen kann.

Die weit auswachsende Allantois entsendet Gefäss-Sprossen in die hohlen Zotten der Serosa, und letztere senken sich in die Uteruswand hinein (Fig. 364).

Damit, d. h. mit einer wohlausgebildeten Allantois-Placenta, ist die letzte und höchste Etappe in der stufenweisen Entwickelung der physiologischen Beziehungen zwischen Mutter und Frucht erreicht.

Was die feinere histologische Struktur der Placenta, wie namentlich das eigentümliche, bei verschiedenen Tiergruppen verschiedene

Digitized by Google

Verhalten des mütterlichen Epithels anbelangt, so kann hierauf nicht näher eingegangen werden; nur eines möchte ich noch betonen, nämlich das, dass die Zotten meist nicht frei ins mütterliche Blut hineinragen, sondern dass sie bei ihrer Vorwucherung die Wände der zahlreichen sinuös erweiterten mütterlichen Kapillaren einstülpen und sozusagen vor sich herschieben. Sie erhalten also auf diese Weise einen aus mütterlichem Gewebe gelieferten Endothelbelag.

Daraus folgt, dass, wenn die Gefäss-Verbindung, d. h. der Stoffaustausch zwischen Mutter und Frucht, bei einer Allantois-Placenta auch noch so innig wird, doch nie eine direkte Gefäss-Verbindung, d. h. kein kontinuierlicher Blutübergang von der Mutter zur Frucht stattfindet.

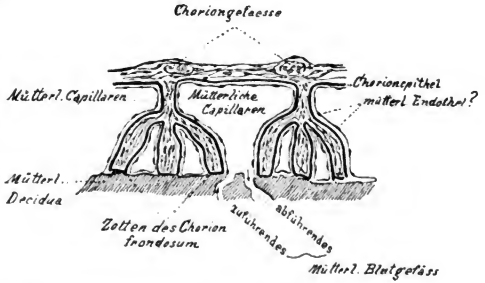


Fig. 364. Darstellung der embryonalen und mütterlichen Blutbahnen in der menschlichen Placenta. Nach F. Keibel.

In der Reihe der Mammalia begegnet man sehr verschiedenen Placenta-Formen. Die primitivste Form ist offenbar die Placenta diffusa, bei welcher es sich um gleichmässig über die seröse Hülle verteilte und verhältnismässig einfach gestaltete, gefässführende Chorionzotten handelt (Manis, Suidae, Hippopotamus, Tylopoda, Tragulina, Perissodactyla und Cetacea).

Die nächsthöhere Entwickelungsstufe charakterisiert sich dadurch, dass sich die Chorionzotten reichlich verästeln und, an Oberfläche gewinnend, an bestimmten Stellen haufenweise, d. h. zu sogenannten Kotyledonen zusammenrücken [1]).

Auch die Uterusmukosa zeigt sich an den betreffenden Stellen blutreich und gewuchert, so dass man von jetzt an eine Placenta fetalis und eine Placenta uterina unterscheiden kann.

Eine Placenta cotyledonica besitzen die meisten Wiederkäuer, und einige davon, wie Cervus mexicanus und die Giraffe,

[1]) Ihre Zahl schwankt bedeutend, so finden sich beim Schaf und der Kuh 60—100, beim Reh nur 5—6.

Digitized by Google

erheischen dadurch noch ein weiteres Interesse, dass sie ein Übergangsglied bilden, insofern ihre Placenta teilweise noch diffus, teilweise schon eine Pl. cotyledonica ist.

Bei allen Säugetieren mit Placenta diffusa und cotyledonica ziehen sich die chorialen Zotten, wenn sie auch noch so reich verästelt sind, bei der Geburt aus der Uterusschleimhaut heraus; es werden also keine Teile der Gebärmutter mit abgeworfen, d. h. es bildet sich keine sog. Membrana decidua. Aus diesem Grunde bezeichnet man die betreffenden Säugetiere als Mammalia non deciduata.

Eine weitere Stufe in der Entwickelung wird durch jene Form dargestellt, welche man als Gürtel-, Glocken- und Scheiben-Placenta bezeichnet.

Auch hier kann man wieder eine Placenta fetalis und uterina unterscheiden; allein ihre Verbindung ist eine viel innigere als bei der früher betrachteten Form. Die Chorionzotten treten nämlich durch überaus feine Verästelung in so innige Beziehungen zum Uterus und durchwachsen dessen Mukosa derart, dass schliesslich die Loslösung zur Unmöglichkeit wird. Deshalb muss bei der Geburt ein grösserer oder geringerer Teil der Gebärmutterschleimhaut, d. h. die sog. Membrana decidua, ausgestossen werden. Aus diesem Grunde bezeichnet man die betreffenden Tiere als Mammalia deciduata.

Beim Vorkommen einer Gürtelplacenta bleiben nur die beiden entgegengesetzten Pole des Chorions mehr oder weniger frei von vaskularisierten Zotten, und diese Placentaform charakterisiert die Carnivoren, die Elefanten, Hyrax und Orycteropus.

Bei einem Teil der Edentaten (Bradypoda), Chiropteren und Prosimiern ist die Placenta kuppel- oder glockenförmig, während bei anderen Edentaten (Myrmecophaga, Dasypodidae) und bei den Primaten[1]) die Scheibenform angetroffen wird. Die Scheibenplacenta der Nager, Insektenfresser und Fledermäuse ist wahrscheinlich nicht aus einer diffusen Placenta hervorgegangen, sondern war, entsprechend der ein ausgedehntes Feld des Chorions einnehmenden Dotterblase, schon ab origine auf eine scheibenförmige Konfiguration angewiesen.

Aus der obigen Schilderung dürfte klar zu ersehen sein, dass es sich bezüglich der Differenzen in der Form der Placenta hauptsächlich nur um graduelle Unterschiede handelt, und dass letztere wenig Aussicht bieten, für die systematische Zoologie Verwertung zu finden.

Rückblick.

Die Organe des Kreislaufes entstehen sämtlich aus mesodermalem Gewebe und zerfallen in vier grosse Abteilungen: 1. in die aus Arterien, Venen und Kapillaren bestehenden Blutgefässe, 2. in das als centraler Motor fungierende Herz, 3. in das Lymphsystem und 4. in die Blut-, resp. Lymphflüssigkeit. Die betreffenden Formelemente bezeichnet man als Blut-, Lymphkörperchen und Blutplättchen. Das

[1]) Auch die Primaten haben genau genommen in früheren Stadien eine kuppelförmige Placenta.

Digitized by Google

Lymphgefässsystem, in dem man bei allen[1]) unter den Säugern stehenden Vertebraten unter Muskeleinfluss stehende, rhythmisch sich bewegende Centren (Lymphherzen) unterscheiden kann, erscheint als ein zwischen das arterielle und venöse System eingeschobenes, intermediäres System. Es wurzelt teils im Parenchym der Körperperipherie, in den verschiedensten Spalten und Lücken der Organe, teils im Darm (Chylussystem).

Bei den Anamnia, sowie auch bei Reptilien noch wenig selbständig und im wesentlichen an den Verlauf der arteriellen Bahnen gebunden, erreicht es bei Vögeln und Säugern eine grössere Selbständigkeit (Ductus thoracicus) und zugleich treten die sog. Lymphdrüsen und Blutlymphdrüsen auf, zu welchen auch die Milz in verwandten Beziehungen steht. Gleichwohl behält das Lymphsystem auch bei höheren Typen seinen interstitiellen Charakter zum grossen Teil noch bei.

Mit Ausnahme des Amphioxus besitzen alle Vertebraten ein wirkliches Herz, welches vom Darmfaserblatt, an der ventralen Schlundseite seinen Ursprung nimmt. Es entsteht bei sämtlichen Vertebraten weit vorne in der Nähe des Kopfes, verharrt aber nur bei Fischen, Dipnoërn und vielen Amphibien zeitlebens an dieser Stelle. Bei den Amnioten kommt es mehr oder weniger weit in die Brusthöhle hinab zu liegen. Seine Wände komponieren sich, wie diejenigen der Arterien und Venen, aus drei Schichten, einer inneren, dem Entoderm entstammenden, epithelialen, einer mittleren, muskulösen und einer äusseren perikardialen. Letztere, serösen Charakters, entspricht der Adventitia der Gefässe.

Während man bei Fischen am Herzen nur zwei Abteilungen, einen Ventrikel und ein Atrium, unterscheidet, tritt, in Anpassung an die allmählich sich herausbildende Lungenatmung von den Amphibien an eine immer weiter fortschreitende Abkammerung des Herzens ein.

Sie ist darauf zurückzuführen, dass das venöse Blut zunächst in die Lunge geworfen, dort oxydiert werden und dann wieder ins Herz zurückbefördert werden muss, um endlich von hier aus in die Körpergefässe (Vasa publica) einzuströmen. Im Gegensatz dazu führt das Fischherz nur venöses Blut zu den Kiemen, von wo es nach seiner Durchatmung direkt in den Körperkreislauf geworfen wird, ohne zum Herzen zurückzukehren.

Jene Abkammerung tritt zuerst nur in ganz schwachen, einen Zerfall des anfangs unpaaren Atriums in zwei Räume anbahnenden Spuren auf; erst später, d. h. von den Reptilien an, kommt es auch zu einer doppelten Ventrikelanlage, doch erscheint diese erst von den Krokodiliern an ganz durchgeführt. So unterscheidet man also bei Vögeln und Säugern vier Herzabschnitte, 1. ein, das venöse Körperblut aufnehmendes Atrium dextrum, 2. den den venösen Strom in die Lunge befördernden Ventriculus dexter, 3. das Atrium sinistrum, welches das von der Lunge zurückströmende arterielle Blut aufnimmt, und endlich 4. den Ventriculus sinister, welcher den arteriellen Strom in die grösste Schlagader des Körpers, nämlich in die Aorta und von hier aus in die peripheren Bahnen wirft.

[1]) Bei Vögeln finden sich Lymphherzen allerdings nur in embryonaler Zeit.

Digitized by Google

Um die Rückstauung des Blutes zu verhindern, sind im Herzen sogenannte Klappen angebracht, die bei Anamnia in viel grösserer Zahl und in mehreren Reihen über- und nebeneinander vorkommen, während bei Amnioten nur eine einzige Klappenreihe persistiert. Auch in vielen Venen und in den Lymphgefässen finden sich solche Klappen und fallen hier unter denselben physiologischen Gesichtspunkt.

Die bei Fischen und manchen Amphibien zeitlebens funktionierenden Kiemenarterien erscheinen, ihrer hohen Bedeutung entsprechend, so sehr im Wirbeltierorganismus befestigt, dass sie bis zum Menschen hinauf in embryonaler Zeit noch auftreten. Ursprünglich in der Sechszahl vorhanden, werden sie bei höheren Typen immer mehr reduziert. Stets aber entspringen sie aus dem Truncus-, resp. Bulbus arteriosus des Herzens, umgreifen von der Ventral- nach der Dorsalseite bogenförmig den Vorderdarm und konfluieren zwischen letzterem und der Wirbelsäule zu den Aortenwurzeln.

Die Aorta verläuft an der ventralen Seite der Wirbelsäule dem ganzen Rumpf entlang bis zur Schwanzspitze hinaus und entsendet auf diesem ihrem Wege zahlreiche Äste zum Kopf und Hals, zu den Eingeweiden und zu den Extremitäten.

Das Venensystem zeigt, wie das arterielle, zahlreiche Parallelen zwischen Ontogenese und Phylogenese. Die vorderen und hinteren Kardinalvenen, welche zu den späteren Vv. jugulares und zum Teil auch zu den Vv. azygos und hemiazygos in genetischen Beziehungen stehen, vereinigen sich zu den Ductus Cuvieri, und diese ergiessen ihr Blut in den Sinus venosus des Herzens. Die vom Schwanz kommende Vena caudalis schickt ihr Blut bei den Anamnia und den Embryonen der Sauropsiden in die Niere, wo es zur Entstehung eines Pfortaderkreislaufes kommt. Die austretenden Venen ergiessen ihr Blut in die hinteren Kardinalvenen, bezw. in die V. cava inferior, welch letztere zum erstenmal bei Dipnoërn zu typischer Ausprägung gelangt.

! Dieses grosse Gefäss, welches in erster Linie dafür bestimmt ist, das venöse Blut aus den hinteren Extremitäten, dem Urogenitalsystem, eventuell aus dem Schwanze und indirekt auch aus der Leber zum Herzen zurückzuführen, entsteht aus einer hinteren, genetisch auf die Kardinalvenen zurückzuführenden und aus einer vorderen, zum Teil selbständigen Portion.

Die Vena cava superior (ursprünglich paarig) entsteht aus Zuzügen vom Kopf, Hals und den vorderen Extremitäten, d. h. aus den Vv. jugulares und subclaviae, die sich eventuell zu Vv. anonymae vereinigen. Bei Säugern ergiesst sich auch das Blut der Azygos und indirekt auch das der Hemiazygos in die obere Hohlvene, bezw. in die Ductus Cuvieri.

Bei Amphibien spielen die V. abdominalis und die V. cutanea magna eine grosse Rolle, und zwar entspricht die erstere den primitiven Seitenvenen der Selachier. Beide sind ursprünglich als reine Hautvenen entstanden zu betrachten.

In der ganzen Vertebratenreihe durchströmt das vom Darm, der Milz und dem Pankreas kommende, venöse Blut die Leber und bildet hier einen Pfortaderkreislauf. Nach Vollendung desselben tritt das

Digitized by Google

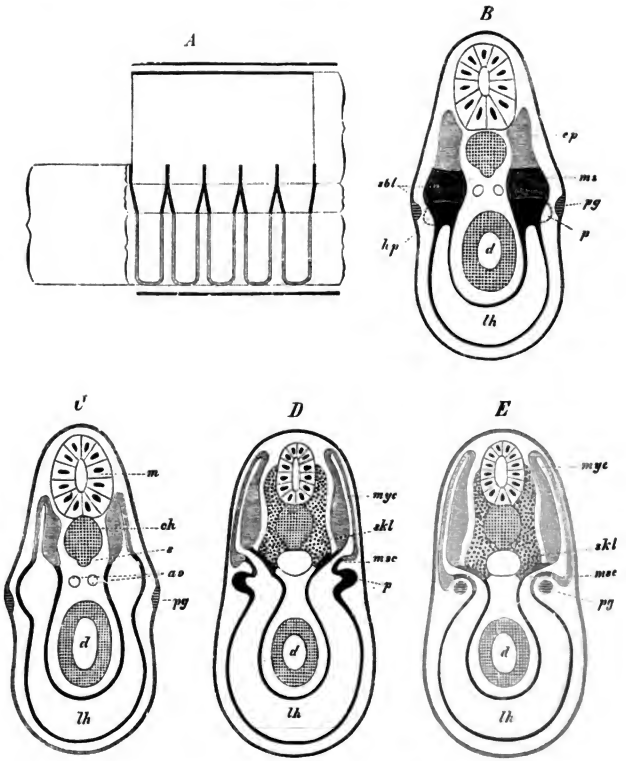


Fig. 365 A—E. Schemata zur Verdeutlichung der Entwickelung der hauptsächlichsten Produkte des Mesoderms. Nach J. W. van Wijhe. Allgemein gültige Bezeichnungen: *ao* Aorta, *ch* Chorda, *d* Darm, *ep* Epimer (Myotom), *hp* Hypomer, *Kd* Keimdrüse, *lh* Leibeshöhle, *m* Medullarrohr, *ms* Mesomer, *msc* Mesocoelom, *myc* Myocoelom, *nt* Nephrotom oder Anlage desselben, *p* Pronephros, *pg* Pronephrosgang, *s* subchordaler Strang, *sbl* Segmentbläschen, *skl* Sklerotom, *sl* Seitenleiste des Mesenchyms. Fig. A. Sagittalschnitt durch fünf Segmente eines Embryos mit Procoelom. Fig. B und C Querschnitte durch einen Embryo, welcher noch im Besitze von Segmentbläschen ist. Der Schnitt B ist durch die vordere oder hintere Wand eines Somiten, der Schnitt C durch die Höhle eines solchen geführt. Fig. D und E Querschnitt durch einen Embryo, bei welchem die Myotome im Begriffe stehen, sich von den Mesomeren abzuschnüren. Der Schnitt D geht durch die Region der Vorniere, E liegt hinter derselben.

Digitized by Google

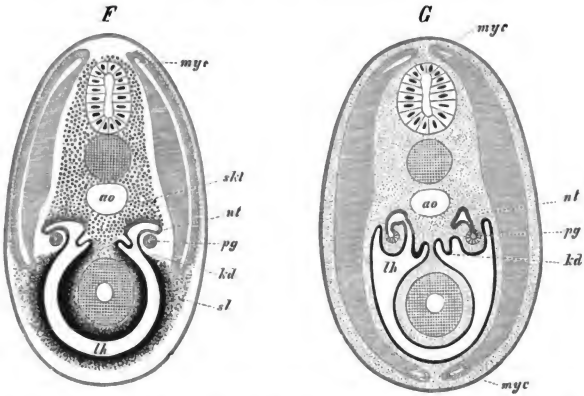


Fig. 365 F — G. Fig. F. Querschnitt durch einen Embryo, bei welchem die Myotome noch nicht lange abgeschnürt sind. Fig. G Querschnitt durch einen Embryo, bei welchem die Myotome dorsal- und ventralwärts gerade ihre grösste Ausdehnung erreicht haben.

Blut auf dem Wege der Vv. hepaticae in die V. cava inferior und gelangt von hier aus zum Herz zurück.

I. Organe des Harn- und Geschlechtssystems.

Bei der Anlage der Harn- und Geschlechtsorgane handelt es sich nicht nur um sehr nahe Lageverhältnisse derselben zueinander, sondern auch um morphologische und genetische Beziehungen allerengster Natur. Aus diesem Grunde müssen sie bei der Darstellung in einen einheitlichen Rahmen gebracht, im Interesse einer klaren Darstellung aber in Harn- und Geschlechtsorgane getrennt werden.

I. Harnorgane.

Entwickelungsgeschichtliches.

Die Harnorgane beanspruchen von ihrer ersten Anlage bis zu ihrer Vollendung in der Regel einen sehr langen Zeitraum, und zwar einen um so längeren, je höher die Organisationsstufe des betreffenden Tieres ist. Im Gegensatz zu anderen Organen entstehen sie nicht als ein, ein für allemal sich anlegender und Schritt für Schritt seiner Vollendung zustrebender Apparat, sondern als eine Reihe von Organen gleicher, auf Exkretion und Filtration berechneter Funktion. Jedes Organ entspricht für sich einem bestimmten, ontogenetischen Zeitabschnitt und wird, nachdem es seine

Digitized by Google

Rolle ausgespielt, oder zum Teil physiologische Beziehungen zum Geschlechtsapparat gewonnen hat, durch ein anderes, leistungsfähigeres Organ abgelöst. Auf Grund dieses eigenartigen Verhaltens unterscheidet man sowohl ontogenetisch als phylogenetisch drei Entwickelungsstufen des Exkretionssystems der Vertebraten, die man als **Vor-, Ur-** und als **Nachniere (Pro-, Meso-** und **Metanephros)** bezeichnet.

Die Zahl der provisorischen Harnorgane richtet sich im allgemeinen nach der Rangstufe, d. h. nach der Organisationshöhe des betreffenden Trägers. So kommt es, soweit unsere Kenntnisse bis jetzt reichen, bei Amphioxus und den Myxinoiden nur zur einmaligen Bildung eines Harnorganes, während bei allen übrigen Fischen, sowie bei Dipnoërn und bei sämtlichen Amphibien die Vorniere nur als provisorisches Organ auftritt und später durch ein bleibendes Harnorgan, die Urniere, ersetzt wird. Bei den Amnioten existieren zwei provisorische Harnorgane, die Vorniere und die Urniere und als bleibendes Harnorgan die Nachniere.

Die Kanälchen sämtlicher Harnorgane entstehen ontogenetisch genau an jener Stelle, wo die Ursegmente des embryonalen Körpers in die unsegmentierten Seitenplatten übergehen und welche man (Fig. 365) als Ursegmentstiel, Verbindungsstrang, Mittelplatte, Lamina urogenitalis, Nephrotom oder als Gonotom zu bezeichnen pflegt. Der Ursprung erfolgt also im Mesoderm, und zwar ab origine retroperitoneal. Die Anlage der primären Vornierenkanälchen geschieht im Bereich des parietalen Blattes des Mesoderms, und zwar meist zu der Zeit, wo jene Übergangszone eben in die Erscheinung tritt, die primären Urnierenkanälchen aber, an deren Anlage sich das parietale und das viszerale Mesodermblatt beteiligen, entstehen in der Regel erst nach Ablösung der Ursegmente vom Ursegmentstiel. Die Anlage der primären Nachnierenkanälchen endlich erfolgt erst zu einer Zeit, wann die Ursegmentelemente als solche aufgelöst oder zum nephrogenen Gewebsstrang verschmolzen sind. So lautet die Regel, dabei ist aber wohl zu beachten, dass grosse Schwankungen, d. h. Verschiedenheiten bestehen können, sowohl hinsichtlich der Anlage und Ausbildung des Mutterbodens als auch der aus letzterem sich entwickelnden Abkömmlinge.

Auf die einzelnen Details kann aber hier nich näher eingegangen werden, und ich wende mich gleich zur Betrachtung der Vorniere.

Pronephros.

An der in der Regel zuerst im Bereich vorderer Rumpfsegmente sich anlegenden Vorniere hat man die quer zur Längsachse des Körpers verlaufenden Drüsenkanälchen und den kaudalwärts in die Kloake, oder, wo eine solche nicht vorhanden ist, dicht hinter dem Anus ausmündenden primären Harnleiter (Vornierengang oder Segmentalgang) zu unterscheiden.

Ferner sind zu beachten: trichterartige, von Flimmerepithel ausgekleidete Öffnungen (Nephrostomen), wodurch jedes Drüsenkanälchen einerseits mit dem Segmentalgang, andererseits mit der Leibeshöhle in Verbindung steht. Dazu kommt noch eine Vorbauchung

Digitized by Google

der Coelomwand rechts und links von der Ansatzstelle des Darmgekröses, in welcher sich in Verbindung mit der Aorta Blutgefässe entwickeln. Aus diesem Gefässknäuel bildet sich der als Filtrationsapparat, d. h. zur Wasserausscheidung dienende, mannigfachen Grösse-, Form- und Strukturschwankungen unterliegende Glomerulus. Mehrere Glomeruli können zu einem Glomus verschmelzen.

Während sich bei Myxinoiden die Drüsenanlage der Vorniere fast der ganzen Leibeshöhle entlang erstreckt, ist sie bei andern Wirbeltieren, wie z. B. bei Selachiern und Amnioten, mehr oder weniger verkürzt und auf eine geringe Anzahl von Drüsenkanälchen beschränkt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass es sich dabei um eine sekundär erfolgte Reduktion handelt, und dasselbe gilt auch hinsichtlich des nur sehr gering entwickelten Glomerulus. Diese Auffassung erweist sich auch dadurch als richtig, als die Vornieren-

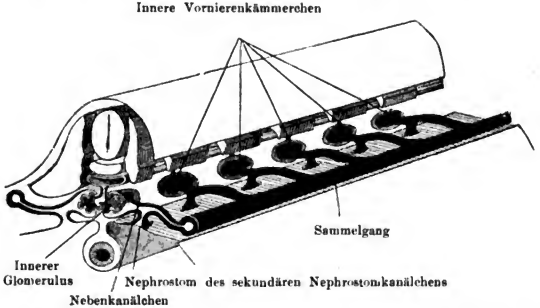


Fig. 366. Schema der Bildung des Glomerulus. Aus dem Ektoderm ist ein breiter Streifen herausgeschnitten, die ventrolateralen Abschnitte der Ursegmente sind entfernt, und man sieht von oben und aussen auf die dorsale Leibeshöhlenwand. Nach Felix.

anlage in ihrem vorderen, kranialen Abschnitt schon frühzeitig eine vollständige Rückbildung erleiden kann, während die hintere (kaudale) Partie sich weiter entwickelt, mit der Leibeshöhle aber nur durch einen einzigen Nierentrichter (Nephrostom) in Verbindung steht.

Bei vielen Wirbeltieren kommt es durch nachträgliche Verwachsung des parietalen und viszeralen Bauchfells in dem vorderen Abschnitt der Leibeshöhle, der den Gefässknäuel und die Vornierentrichter enthält, zu einer mehr oder weniger vollständigen Abkammerung vom übrigen Coelom. Man spricht deshalb in solchen Fällen von einer Vornierenkammer.

Während der vordere Abschnitt des Segmentalganges aus dem Zusammenfluss der segmentalen Vornierenkanälchen entsteht, zeigt der mittlere und hintere Abschnitt eine bei verschiedenen Wirbeltierklassen verschiedene Entwickelung, worauf aber hier nicht näher eingegangen werden kann. Ich verweise deshalb auf die Lehrbücher

Digitized by Google

über Entwickelungsgeschichte und bemerke nur noch, dass das betreffende Bildungsmaterial unter sekundärer Aushöhlung immer weiter kaudalwärts auswächst, bis es schliesslich an der früher schon bezeichneten Stelle sein Ende erreicht. (Vergl. das Harnsystem des Amphioxus, wo sich wichtige Beziehungen zum Vornierensystem der Kranioten zu ergeben scheinen).

Alles in allem erwogen erscheint die Annahme sehr plausibel, dass die Vorniere sich einst weiter nach hinten, ja vielleicht über den ganzen Rumpf ausdehnte und diese ihre hohe Bedeutung erst verlor, als ein anderes Harnsystem, die Urniere, an ihre Stelle trat.

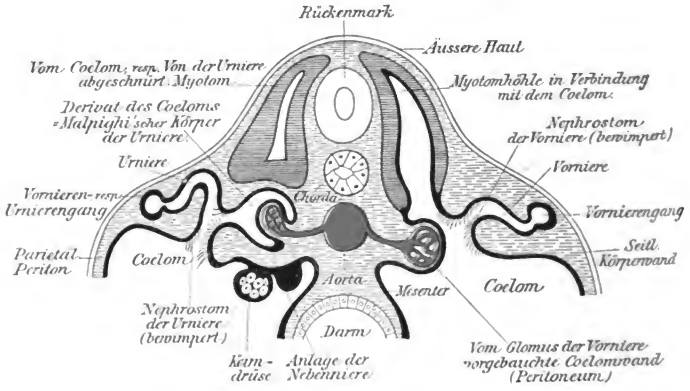


Fig. 367. Schematische Darstellung des Vornieren- und Urnierensystems der Wirbeltiere. Querschnitt. Rechts ist die Vorniere, links die Urniere dargestellt. Links ist auch die Anlage der Keimdrüse und der Nebenniere zu sehen.

Mesonephros.

Die die Vorniere an Ausdehnung meist weit übertreffende Urniere oder der Wolff'sche Körper zeigt ursprünglich eine streng segmentale Anlage, welche an die Entwickelung der Ursegmente (Somiten) aufs engste gebunden ist. Mit anderen Worten: Die Entstehung der Urniere fällt örtlich zusammen mit den primitiven Verbindungsöffnungen, welche bei niederen Vertebraten zwischen den Somitenhöhlen und der unsegmentierten Leibeshöhle in früher Embryonalzeit bestehen (Fig. 367). Indem jene Verbindungskanäle von den Somiten sich abschnüren, mit der Leibeshöhle aber in Verbindung bleiben, bildet sich daraus je ein Urnierenkanälchen, welches mit dem in seiner Nähe vorbeiziehenden Vornierengang in Verbindung tritt und sich in denselben öffnet. So wird der Pronephros-

Digitized by Google

gang also in die neue Drüsenanlage mit übernommen, er wird zum Urnierengang oder Wolff'schen Gang.

Das andere, offene, dem Leibesraum zuschauende, von Wimperepithel ausgekleidete Kanälchenende ist der Nierentrichter, das Nephrostom der Urniere[1]).

Später wachsen die Urnierenkanälchen in die Länge, winden sich S-förmig und sondern sich in mehrere Abschnitte. Einer derselben, der mittlere, weitet sich bläschenförmig aus und wird von einem Ästchen der Aorta, welches sich büschelförmig in Kapillaren auflöst, eingestülpt. So bildet sich auch hier, wenn auch genetisch verschieden (denn der Glomerulus der Vorniere entsteht ja in der Leibeshöhlenwand), wieder ein Blutgefässknäuel oder ein Glomerulus, der innerhalb der sogenannten Bowman'schen Kapsel liegt. Das Ganze stellt ein Malpighi'sches Körperchen vor, ein Organ, das auch für die bleibende Niere charakteristisch ist.

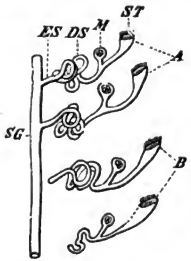


Fig. 368. Schematische Darstellung der erst sekundär erfolgenden Verbindung der Urnieren-Kanälchen mit dem Sammelgang *SG*. Die vorderen zwei bei *A* haben den Sammelgang schon erreicht, die beiden hinteren (*B*) noch nicht. *DS* Drüsenschlinge, *ES* Endstück derselben, *M* Malpighi'sches Körperchen, *ST* Segmentaltrichter.

Über die bei weiterer Fortbildung der Urniere eventuell entstehenden sekundären und tertiären Urnierenkanälchen, wodurch sich kompliziertere Verhältnisse ergeben, kann ich mich hier nicht weiter verbreiten und bemerke nur noch folgendes.

Das fernere Schicksal der Urniere ist bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen ein sehr verschiedenes[2]). Während die Urniere bei den meisten Fischen lediglich als Harnsystem bestehen bleibt, geht sie, wie oben schon angedeutet, bei anderen Fischen, wie bei Selachiern, Ganoiden, Dipnoërn, sowie auch bei Amphibien und bei Amnioten gewisse Beziehungen zum Geschlechtsapparate ein; sie wird zum Rete — sowie zu den Ductuli efferentes (Vasa efferentia) testis, ferner zum Nebenhoden, sowie end-

[1]) Bei den Sauropsiden und Mammalia handelt es sich um anfänglich solide Verbindungsstiele der Ursegmente mit den Seitenplatten, und diese Zellstränge werden als Nephrotome oder Urnierenstränge bezeichnet. Erst wenn sie sich mit dem Urnierengang verbunden und von den Ursegmenten abgetrennt haben, differenziert sich das Zellmaterial zu sekundär sich höhlenden Kanälen. Das Coelomepithel kommt genetisch nicht in Betracht.

Die Nierentrichter, von Semper s. Z. bei Selachiern zuerst nachgewiesen, kommen bei sehr vielen, zumal bei den höheren Vertebraten nicht mehr zur Entwickelung, da sich die Urnierenkanälchen schon sehr früh in der Ontogenese sowohl von der Leibeshöhle als auch von den Somiten gänzlich ablösen und dadurch jegliche Beziehung zum Coelom einbüssen. Über die bei Echidna bestehende Ausnahme vergl. die spezielle Besprechung der Säugetiere.

[2]) Dass in der Ahnenreihe der Amnioten Formen existiert haben müssen, bei welchen die Urniere das ganze Leben hindurch noch als eigentliche Harndrüse fungierte, während das Metanephros-System kaum erst angebahnt war, beweist u. a. die Tatsache, dass sowohl bei gewissen Sauriern als bei gewissen Säugern auch im postembryonalen Stadium die Urniere in grösseren oder kleineren Resten noch als Harnorgan eine Zeitlang bestehen bleibt (Lacerta, Uromastix, Chamaeleo, Opossum).

Andererseits muss aber betont werden, dass die Urniere bereits in der Embryogenese

Digitized by Google

lich (bei Amnioten) zu mehr oder weniger rudimentären Gebilden von untergeordneter Bedeutung, nämlich zum Nebeneierstock (Epoophoron), Paroophoron, zu einem oder zu mehreren Appendices vesiculosi (Morgagn'sche Hydatiden) und zur Paradidymis (Giraldés'sches Organ). Daneben kann die Urniere als bleibendes Harnsystem noch fortbestehen (Selachier, Amphibien), oder sie erfährt als Harnsystem eine gänzliche Rückbildung (Amnioten), und in diesem Falle bildet sich dann, wie bereits in der Einleitung betont wurde, ein drittes Nierensystem, die definitive **Niere** (**Metanephros**) zusamt dem ebenfalls neu sich bildenden **Harnleiter** (Ureter).

Metanephros.

Der in der Stammesgeschichte nur ganz allmählich sich anbahnende Wechsel der Harnorgane liegt nicht nur in dem grösseren Funktionswert der Nachniere, sondern steht sicherlich auch in nahen korrelativen Beziehungen zur sonstigen Entwickelung des Amniotenkörpers, sowie zur Steigerung des Stoffwechsels im allgemeinen. Man kann Schreiner, dessen Darstellung ich dem folgenden zugrunde lege, nur zustimmen, wenn er sagt, dass das Bedürfnis des Organismus nach einer grösseren exkretorischen Fläche sich steigert, während gleichzeitig die übrigen Organe keine weitere Entfaltung der Urniere gestatten. Diese zwei Momente sind es, welche nebeneinander wirkend, die Differenzierung des kaudalen Teiles des nephrogenen Gewebes ganz allmählich in die neue Entwickelungsrichtung lenken. Die Entwickelungsgeschichte lehrt uns also, dass die Harnkanälchen der Urniere und die der Nachniere aus demselben Gewebe (nephrogenes Blastem) ihren Ursprung nehmen, und dass die ableitenden Harngänge der einen wie der anderen dem Mesonephrosgang angehören. Die Nachniere stellt also der Urniere gegenüber ein neues Organ nicht mit Rücksicht auf Bildungsmaterial, sondern nur mit Rücksicht auf Materialverwendung und Entstehungsort, dar.

Diejenige Ausstülpung des Urnierenganges, aus welcher der Ausführungsgang der Nachniere, d. h. der Ureter, sowie die aus einer Verästelung des letzteren hervorgehenden Sammelgänge der Nachniere und bei Säugetieren das sogen. Nierenbecken entstehen, verhält sich ursprünglich dem nephrogenen Gewebe und den aus diesem hervorgegangenen Kanälchen gegenüber in ähnlicher Weise wie die übrigen Ausstülpungen des Wolff'schen Ganges (Wiedersheim). Letzterer nimmt die ventral gelegenen, jene Ausstülpung die in seinem dorsalen Bezirk sich bildenden Kanälchen auf. Es handelt sich also um keine prinzipiellen, genetischen, sondern nur um topographisch verschiedene Anlagen. — Daraus erhellt, dass die die Vorniere von der Urniere trennende Kluft eine viel bedeutendere ist, als diejenige, welche beide von der Nachniere trennt,

gewisser Säuger, wie z. B. bei der Maus, so stark rückgebildet erscheint, dass eine Funktion derselben geradezu auszuschliessen ist. In diesem Falle kommen für die Harnausscheidung in die Allantois wohl die reichlichen Allantoisgefässe und vielleicht auch die Gefässe der Nabelschnur in Betracht.

Digitized by Google

denn letztere ist ja im Grunde nichts anderes, als ein in besonderer Richtung differenzierter Teil der primitiven Urniere [1]).

Von Interesse ist, zu konstatieren, dass die bei Reptilien und Vögeln noch langgestreckte und dadurch schon formell mehr noch der Urniere sich anschliessende Nachniere bei Säugetieren eine etwas verschiedene Entwickelungsrichtung einschlägt. Sie zeigt hier in ihrer Organisation das Streben, eine kompaktere, rundlichere Form, d. h. den den grössten Funktionswert verleihenden Bautypus zu erreichen. Zugleich handelt es sich um die beste Ausnützung des Platzes, bezw. um eine offenbar im Interesse der Entfaltungsmöglichkeit erfolgende kraniale Verschiebung, durch welche alle etwa von seiten der Beckenorgane (gravider Uterus, gefüllter Mastdarm) drohenden schädlichen Einflüsse ausgeschlossen werden. So wie die Nachniere und die Urniere der Amnioten, so sind auch gewisse Abschnitte der Selachier-, Ganoiden-, Dipnoër- und Urodelenniere als in speziellen Richtungen differenzierte Teile eines gemeinsamen Primitivorganes zu betrachten.

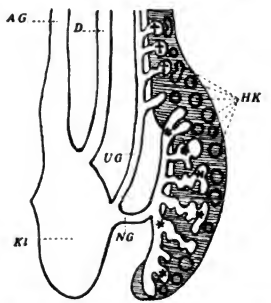


Fig. 369. Schematische Darstellung des genetischen Verhaltens der Urniere zur Nachniere. Mit Zugrundelegung der Darstellung von Schreiner. *AG* Allantoisgang, *D* Darm, *HK* Harnkanälchen im nephrogenen Blastem in der Entstehung begriffen, *Kl* Kloake, *NB* Nephrogenes Blastem der Urniere und Nachniere, *NG* Nachnierengang, †† Ausstülpungen des Urnierenganges, ** Ausstülpungen des Nachnierenganges.

Hier wie dort herrscht die Tendenz, eine allmähliche Trennung der ausschliesslich harnbereitenden Teile von solchen anzubahnen, die in den Dienst des Geschlechtsorganes treten.

Bei der Nachniere kommt aber dann noch eine Steigerung des Funktionswertes in Betracht, und da auch der Ureter eine Bildung sui generis ist, so lässt sich eine direkte Homologisierung der beiden erwähnten Nierenteile nicht durchführen [2]).

[1]) Dies beweist schon die oben skizzierte Entwickelungsgeschichte, welche lehrt, dass das Baumaterial der Vorniere aus dem lateralen Blatt des ventralen Teiles der Urwirbel-Kommunikation stammt, während am Aufbau der Urniere das laterale wie auch das mediale Blatt sich beteiligen. Dazu kommt noch, dass überall da, wo Vornieren- und Urnierenkanälchen in demselben Segment vorkommen, die letzteren dorsalwärts von den ersteren sich entwickeln. Der Unterschied zwischen einem Vornieren- und Urnierenkanälchen beruht darum nicht nur in der Materialverwendung, sondern auch in dem Material selbst. Vorniere und Urniere sind als nicht homodyname Gebilde zu betrachten (Schreiner).

[2]) Es ist von hohem Interesse an der Hand der Entwickelungsgeschichte eines höheren Säugetieres, wie z. B. des Menschen, die Parallele zu konstatieren, welche zwischen der Ontogenese der Ausführungsgänge des Exkretionssystems und den betreffenden phylogenetischen Zuständen besteht. So münden die Urnierengänge, bevor sie das Gebiet der Kloaken-(After-)Membran erreichen, wie bei den meisten Fischen, zuerst unabhängig vom Darm hinter dem After. Wenn die Gänge später in die Kloake ausmünden, so ist das

Digitized by Google

Die männlichen und weiblichen Geschlechtsgänge.

Bei niederen Wirbeltieren (Selachier) differenziert sich aus dem Urnierengang ein zweiter Gang, den man als Ductus Mülleri bezeichnet. Er tritt in wichtige Beziehungen zum weiblichen Geschlechtsapparat und dient hier zur Ausfuhr der Geschlechtsprodukte.

Diese unter den Gesichtspunkt einer physiologischen Arbeitsteilung fallende Erscheinung lässt sich nur durch die Annahme erklären, dass der Urnierengang früher bei beiden Geschlechtern sowohl das Sekret der primitiven Harnkanälchen als auch (mittelst der Nierentrichter) die Geschlechtsprodukte beider Geschlechter, d. h. Eier oder Samenzellen, aufnahm.

Später wurde dann jede der beiden Funktionen auf einen besonderen Gang verteilt, derart, dass der eine mit den Urnierenkanälchen in Verbindung blieb, durch dieselben Beziehungen zur Geschlechtsdrüse gewann und so zunächst zu einem Harnsamenleiter wurde (männliche Selachier und Amphibien), während der andere durch die Nierentrichter mit der Leibeshöhle in Verbindung blieb und sich im weiblichen Geschlecht zum Ausführungskanal der Eier gestaltete.

Bei Amnioten emanzipierte sich dann der bisher noch als Harnsamenleiter fungierende Gang vollkommen von der Urniere, welche ja bekanntlich hier ihre Funktion als Harndrüse aufgibt und wurde im männlichen Geschlecht ausschliesslich zum Samenleiter (Ductus oder Vas deferens). Auch der Müller'sche Gang machte Fortschritte[1]), insofern er sich bei den höheren Wirbeltieren (Mammalia) in seinem proximalen Abschnitt zu dem mit einem Ostium abdominale versehenen Eileiter (Tuba uterina s. Fallopii), in seinem Mittelstück zur Gebärmutter (Fruchthälter, Uterus) und in seinem Endstück zur Scheide (Vagina) differenzierte.

Die Entwickelung des Müller'schen Ganges bei Amphibien, Sauropsiden und Mammalia ist zum Teil noch Gegenstand der Kontroverse, allein das Eine scheint nach den Untersuchungen H. Rabl's doch sicher zu stehen, dass die Übergänge (vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus) zwischen dem Verhalten bei Selachiern einer- und dem der Amnioten andererseits bei Amphibien, und zwar bei Salamandra maculosa liegen[2]). Hier kommen nämlich

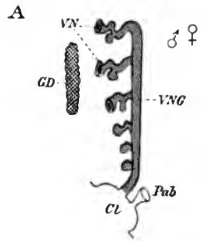
---

Amphibienstadium erreicht, wobei in beiden Fällen von der ventralen Seite dieser Kloake eine Ausstülpung ausgeht: bei den Amphibien die Harnblase, bei den Säugerembryonen die Allantois, bezw. der Allantoisgang. Bei den Reptilien liegen ähnliche Verhältnisse vor, doch sind hierüber noch genauere entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen erforderlich. Bei den Monotremen liegt dasjenige Stadium des menschlichen Fetus vor, wo die Teilung der Kloake nahezu durchgeführt ist, und wo die Ureteren noch nicht in die Harnblase, sondern auf gleicher Höhe mit den Geschlechtskanälen in den Sinus urogenitalis münden. Auch die ausserordentliche Länge des letzteren erinnert an Verhältnisse bei Monotremen und Beutlern. Über die bei Beutlern, resp. bei den Mammalia placentalia verschiedenen Lageverhältnisse der Ureteren zu den Geschlechtsgängen und die betreffende Erklärung vergl. die späteren Kapitel sowie die Schriften von F. Keibel.

[1]) Bei den Sauropsiden, wie bei den Anamnia, bleiben die Müller'schen Gänge stets das ganze Leben hindurch getrennt, und dies gilt auch noch für die niedrigsten Säugetiere, die Didelphen. Bei allen übrigen Mammalia (Monodelphen) aber kommt es noch in embryonaler Zeit zu einer mehr oder weniger ausgedehnten Verwachsung der Ductus Mülleri.

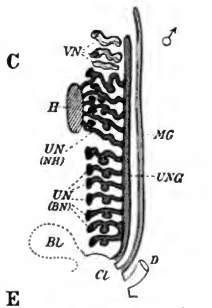
[2]) Vergl. übrigens auch die Arbeit von R. W. Hall, der eine Beteiligung der Vorniere am Aufbau des Müller'schen Ganges bei Salamandrinen (Amblystoma punctatum)

Digitized by Google



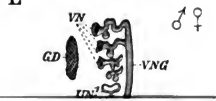
an, erfährt aber
Harnsystem eine

Amnioten zeit-
Beziehungen zur
gang derselben.
en am Aufbau



der Regel schon
als Harndrüse,
ht beim Manne
echtsapparat ein.

Rete und den
stis, zum Kopf
Appendix epi-
organgni'sche
sie zur Para-



grössten Teil
n Paroophoron.

Digitized by Google

für die Anlage des proximalen Tubenabschnittes zwei Möglichkeiten in Betracht: entweder legt er sich direkt als Rohr an, welches von den Vornierentrichtern aus seine Entstehung nimmt[1]) und unter Verbindung mit einem Streifen erhöhten Coelomepithels kaudalwärts auswächst (Anklänge an die Selachier), oder geht er einzig und allein aus dem Coelomepithel hervor[2]) und bildet so den Übergang zu den Amnioten. Dieser doppelte Modus schwankt nicht nur nach verschiedenen Individuen, sondern auch sogar je nach rechts und links bei einer und derselben Larve. In beiden Fällen aber erfolgt das weitere Wachstum des Müller'schen Ganges unter Beteiligung des bereits erwähnten Streifens zylindrischen Coelomepithels, welches sich mehr und mehr von seinem Mutterboden abschnürt und sich mit seinem distalen blinden Ende immer weiter kaudalwärts vorschiebt. Dabei liegt es dem Harnsamenleiter aufs engste an, allein eine Beteiligung des Epithels des letzteren an der Bildung der Tube ist gänzlich ausgeschlossen.

Aus dem oben Mitgeteilten dürfte zu ersehen sein, dass bei den Amnioten der Müller'sche Gang mit seinem vorderen, später zum Ostium abdominale werdenden Abschnitt als eine Rinne im Coelomepithel entsteht, während die Anlage des distalen Teils unter engen Lagebeziehungen an den Urnierengang durch freies, kaudalwärts gerichtetes Wachstum eines ursprünglich soliden Epithelstranges erfolgt. Dieser löst sich bald gänzlich vom Coelomepithel ab, erhält nachträglich ein Lumen und bricht in die Kloake durch.

Über die weiteren Schicksale der Urniere und des Urnierenganges, sowie über ihre wichtigen Beziehungen zum männlichen Geschlechtsapparat wurde früher schon das Nötige mitgeteilt, und es erübrigt jetzt nur noch zu bemerken, dass sich auch vom Müller'schen Gang beim Männchen kleine Reste zeitlebens erhalten können. Ich nenne hiervon nur die sogen. Vesicula prostatica s. Uterus masculinus der Säugetiere (vergl. die äusseren Geschlechtsorgane und ihre drüsigen Adnexa, sowie die Figur 370, welche eine übersichtliche Zusammenstellung des Verhaltens beider Geschlechter mit der betr. Erklärung gibt).

Geschlechtsdrüsen.

Die weiblichen und männlichen **Generationszellen,** d. h. die **Ei-** und **Samenzellen,** entstehen durch eine Differenzierung des Coelomepithels.

Diesem sogenannten Keimepithel begegnet man an der dorsalen Wand der Körperhöhle, rechts und links von der Wirbelsäule, bezw. der Wurzel des Gekröses, und indem dasselbe von der freien Oberfläche der Serosa dorsalwärts in das unterliegende mesodermale

leugnet, dafür aber genetische Beziehungen zum Harnsamenleiter (Wolff'scher Gang) annimmt. Im wesentlichen soll sich die Bildung durch einen Differenzierungsprozess des Peritonealepithels vollziehen. Bei Anuren scheint übrigens Hall doch einen Konnex zwischen Ostium tubae und der Vorniere anzunehmen.

[1]) Entstehung des grossen Tubenostiums durch Zusammenfluss mehrerer Trichter und Bildung des Tubenrohres aus dem Vornierengang, nachdem sich von ihm der Ausführungsgang der Urniere abgespalten hat.

[2]) Entweder in Form einer sich sekundär zum Rohr schliessenden Rinne oder als ein ursprünglich solider Zellstrang, der erst nachträglich ein Lumen erhält.

Digitized by Google

Gewebe hineinwuchert, kommt es zur Bildung einer männlichen und weiblichen **„Geschlechtsdrüse"**.

Ursprünglich muss die Geschlechtsdrüsenanlage eine segmentale gewesen sein und muss sich über eine grössere Zahl von Körpersomiten erstreckt haben (vergl. später den Abschnitt über Amphioxus).

Die Geschlechtszellen sind in ihrem primitivsten Zustande völlig indifferenter Natur, im Laufe der weiteren Entwickelung aber kommt es zur geschlechtlichen Differenzierung, und das Resultat ist dann beim Manne die Bildung eines **Hodens** (Testis, Orchis, Didymis), beim Weibe diejenige eines **Eierstocks** (Ovarium).

Eierstock.

Die in das unterliegende, aus bindegewebigen und kontraktilen Elementen bestehende Stroma einwuchernden Geschlechtszellen ordnen sich zu sogenannten Sexualsträngen an, die aber später in einzelne Haufen zerfallen. Frühe schon zeichnen sich zahlreiche Zellen vor ihren Nachbarn durch besondere Grösse aus, und aus diesen, den sogenannten „Ureiern", gehen die späteren Eizellen hervor, während die umgebenden kleineren, zum Teil als Nährmaterial dienenden Zellen eine Art von Follikel um sie herum bilden. Aus diesem Grunde werden sie als Follikelepithel bezeichnet.

Während nun dieses Follikelepithel immer weiter wuchert und bald eine mehrschichtige Lage um das Ovulum bildet, entsteht innerhalb desselben ein Spaltraum, der von einer, von den Zellen abgeschiedenen Flüssigkeit, dem Liquor folliculi, erfüllt wird (Fig. 371 *S, Lf*).

Durch die Vermehrung dieser Flüssigkeit wird der Follikel immer weiter ausgedehnt, und die Follikelzellen liegen nun teils an der Peripherie (Stratum granulosum), teils springen sie, zu einem Hügel (Cumulus oophorus) angeordnet, weit in das Follikellumen vor.

Im Innern dieses Hügels liegt wohlgeborgen das Ei mit seinem Keimbläschen und Keimfleck (Fig. 371 *Ei, K*). Es wird von der zart gestreiften Membrana pellucida (*Mp*) umhüllt und steht so in Anbetracht der umgebenden Follikelzellen und des Liquor folliculi unter sehr guten Ernährungsbedingungen. Letztere erhellen auch aus der Struktur der rings um den Follikel sich erstreckenden, reich vaskularisierten, aus bindegewebigen und glatten Muskelfasern bestehenden Kapsel (Theca folliculi (Fig. 371, *Tf*).

Die eben beschriebenen, prall gefüllten Follikel treten, wenn sie die nötige Reife erreicht haben, an die freie Oberfläche des Ovariums, platzen und entleeren ihren Inhalt in die Bauchhöhle. Von hier aus gelangen dann die Eizellen in die Bauchöffnung des Eileiters, wo sie eventuell befruchtet werden[1]).

[1]) Die im Ovarium verbleibenden, d. h. nicht zur Befruchtung gelangenden Eier gehen eine Rückbildung ein, und zwar wird dieselbe zum Teil durch das Eindringen von Granulosazellen und Leukocyten in das Ei, wodurch destruktive Vorgänge eingeleitet werden, zum Teil durch die in der Umgebung des Eies reichlich wuchernden Blutgefässe bedingt. Stets wird durch die Schrumpfung, bezw. durch das Absterben des Ovulums der ganze Eifollikel in Mitleidenschaft gezogen. Bei diesem Vorgang handelt es sich um einen ganz normalen physiologischen und, wie es scheint, an die Reifezeit der Eier im Eierstock oft direkt sich anschliessenden Prozess, insofern sich der Organismus

Digitized by Google

Durch das Platzen des Follikels reissen die Gefässe der Theca ein, und es entsteht ein Bluterguss in die leere Follikelhöhle. Ringsherum bildet sich ein vom Follikelepithel ausgehender Zellbelag, und indem es im weiteren Fortschreiten dieses Prozesses zur Bildung charakteristischer Elemente („Luteinzellen") und zur Durchwachsung der hypertrophierenden Epithelzellen durch Bindegewebszüge und Blutgefässe kommt, entsteht das sogenannte Corpus luteum. Bei den meisten Säugetieren ist dasselbe in 4—5 Tagen vollkommen ausgebildet und zeigt dann bei den verschiedenen Tiergruppen eine verschiedene Grösse, bei allen aber übertrifft es die Grösse des betreffenden Follikels, und zwar oft sehr erheblich.

Welche Funktion dem Corpus luteum zukommt, und ob es sich dabei vielleicht um eine Drüse mit innerer Sekretion handelt, ist noch Gegenstand der Kontroverse.

Corpora lutea bilden sich aus den geplatzten Follikeln wahrscheinlich bei allen Vertebraten. Beobachtungen hierüber sind bei Selachiern, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern gemacht.

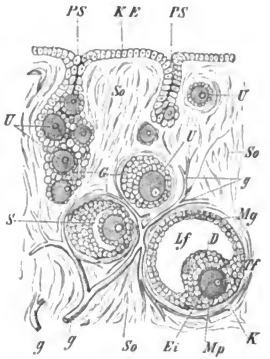


Fig. 371. Entwickelung der Folliculi vesiculosi (Graaf'sche Follikel) bei Säugetieren. *D* Cumulus oophorus, *Ei* reifes Ei mit seinem Keimbläschen und Keimfleck (*K*), *KE* Keimepithel, *Lf* Liquor folliculi, *Mg* Stratum granulosum, *Mp* Membrana pellucida, *Ps* Sexualstränge, *S* Spaltraum zwischen Follikelzellen (*G*) und Cumulus oophorus, *So* Stroma ovarii. Letzteres ist von Gefässen *g*, *g* durchzogen, *Tf* Theca folliculi, *U*, *U* Folliculi primarii (Ureier).

Hoden.

Jene uns bereits von der Anlage der weiblichen Keimdrüse her bekannten, ursprünglich indifferenten, peritonealen Zellnester und Zellstränge erhalten ein Lumen und werden so zu den sogenannten Samenröhrchen (Tubuli seminiferi). Sie werden durch eindringendes Bindegewebe bei verschiedenen Wirbeltiergruppen in verschiedener Weise voneinander getrennt. Das Epithel der Samenkanälchen wird durch zwei Arten von Zellen gebildet, die man als „Stützzellen" und als Hodenzellen bezeichnet.

Was nun die Samenbildung betrifft, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Spermatosomen ausschliesslich aus den grossen, rundlichen, protoplasmareichen Hodenzellen entstehen, während die „Stützzellen" als Nährmaterial fungieren. Sie heissen deshalb auch Nähr- oder vegetative Zellen.

Die Bildung der männlichen Keimzellen (Samenzellen,

zu den von ihm erzeugten Keimprodukten, sobald sie nicht zur rechten Zeit aus ihm ausscheiden, wie zu Fremdkörpern verhält, welche für die Zellen ihrer Umgebung das Objekt der Zerstörung werden.

Digitized by Google

Spermatosomen, Samenkörperchen) erfolgt in erster Linie durch einen Kernteilungsprozess. Aus dem Kern geht der sogen. Kopf, aus dem Nebenkern (Centrosoma), welcher sich mit dem Hauptkern der Samenzelle verbindet, das Mittelstück, und aus dem Protoplasma der Samenzelle endlich der fadenartige Anhang, der „Schwanz" des Spermatosoma, hervor. Letzterer dient als Bewegungsorgan und hat mit dem Befruchtungsvorgang als solchem nichts zu schaffen[1]).

Während die aus der Urniere stammenden sog. „Segmentalstränge" beim Ovarium nur eine vorübergehende Rolle spielen und später wieder wahrscheinlich ganz zugrunde gehen, spielen sie, wie bereits oben erwähnt, im männlichen Geschlecht beim Aufbau der Ausführungskanäle des Hodens und des Kanalsystems des Nebenhodens (Epididymis) eine grosse Rolle. Eine Beteiligung aber am Aufbau der eigentlichen Geschlechtsdrüse, d. h. an den Tubuli seminiferi des Hodens selbst, ist vollkommen auszuschliessen.

Harnorgane.

Fische.

Bei **Amphioxus** existieren auf jeder Seite mehr als 90 streng segmental angeordnete, zu dem System der Kiemengefässe in wichtigen Beziehungen stehende Kanälchen, welche eine wechselnde Zahl von Seitensprossen besitzen und in jenem unsegmentierten Leibesabschnitt liegen, welcher sich dorsalwärts von den Kiemenspalten zwischen der Darmwand, der Rumpfmuskulatur und der dorsalen Wand des Peribranchialraumes hinzieht. Jedes von Wimperepithel ausgekleidete Kanälchen beginnt im Coelom mit mehreren Öffnungen („Trichtern") und mündet mit je einer, genau branchiomer angeordneten Öffnung im Peribranchialraum aus, welch letzterer dem Vornierengang der Cranioten entsprechen soll. Die Kanälchen, welche an die Nephridien von Polychaeten erinnern, erstrecken sich über den gesamten Kiemendarm von seinem Vorder- bis zu seinem Hinterende, sie reichen aber nirgends darüber hinaus.

Ob diese epibranchialen Kanälchen mit der Vorderniere der Cranioten homologisiert werden können, ist noch Gegenstand der Kontroverse (vergl. Th. Boveri, B. Zarnik und van Wijhe[2]).

Die **Cyklostomen** sind in ihren Unterabteilungen getrennt zu besprechen.

[1]) Der schwanzartige Anhang der Samenzellen besteht aus zwei Fäden, nämlich aus einem Achsenfaden und einem als Schraube oder Bohrer wirkenden protoplasmatischen Spiralfaden, der den Achsenfaden spiralig umwickeln kann. Letzterer kann wieder in eine wechselnde Zahl von kontraktilen Elementarfibrillen zerfallen und stellt stets den wesentlichsten Bestandteil des Schwanzes dar.

[2]) Vergl. übrigens auch die Arbeit von Goodrich, worin auf die Übereinstimmung in der Funktion, Anordnung und in der feineren histologischen Struktur zwischen dem Exkretionssystem des Amphioxus und den Nephridia gewisser polychaeter Würmer hingewiesen, zugleich aber auch die Unmöglichkeit einer Parallelisierung der betr. Organe mit einer Pro-, Meso- oder Metanephros der höheren Vertebraten betont wird.

Digitized by Google

a) Petromyzonten.

Das Exkretionssystem der Petromyzonten schliesst sich sehr nahe an das der Amphibien an und es steht diesem viel näher als demjenigen der Myxinoiden.

Die Vorniere entwickelt sich ausserordentlich langsam aus 13 Anlagen, zu welchen in kranialer und kaudaler Richtung vielleicht noch gewisse rudimentäre Anlagen hinzukommen. Auch von den 13

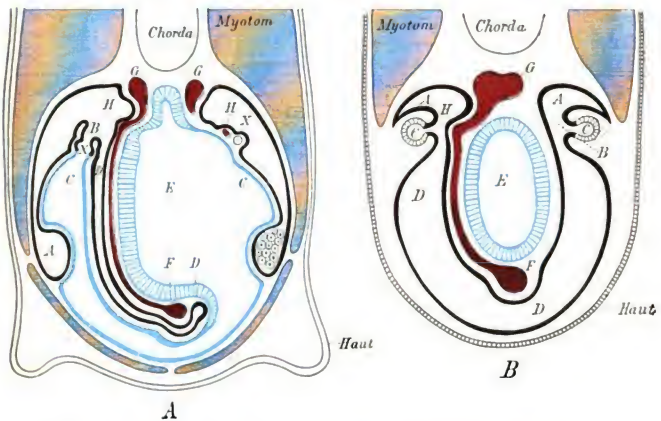


Fig. 372. A Schematischer Querschnitt durch die Kiemenregion des ausgewachsenen Amphioxus. Rechts ist eine Kiemenspalte getroffen; dementsprechend zeigt die linke Seite von dem epibranchialen Kanälchen (*X*) sowohl eine peribranchiale als auch eine peritoneale Mündung, die rechte den quergetroffenen, nach vorn ziehenden Schenkel. *A* Genitalkammer, *B* peritoneale Mündung des epibr. Kanälchens *X*, *C* Peribranchialraum, *D* Leibeshöhle, *E* Darmlumen, *F* Subbranchialgefäss, *G* Aorta, die der linken Seite durch ein Kiemengefäss mit dem Subbranchialgefäss verbunden, *H* exkretorischer Abschnitt der Kiemengefässe. B Schematischer Querschnitt durch einen Selachierembryo; links Vornierenregion, rechts Urnierenregion. *A* blindgeschlossene Anlage des Urnierenkanälchens (die punktierten Linien rechts deuten die spätere Eröffnung in den Urnierengang an), *B* peritoneale Mündung des Vornierenkanälchens, *C* Vor-, bezw. Urnierengang, *D* Leibeshöhle, *E* Darmlumen, *F* Subintestinalvene, *G* Aorta, linkerseits durch ein Mayer'sches Darmgefäss mit der Subintestinalvene verbunden, *H* exkretorischer Abschnitt des P. Mayer'schen Gefässes. Beide Figuren sind ausgeführt mit Zugrundelegung Boveri'scher Abbildungen.

deutlichen Anlagen entwickeln sich nur die 5 vordersten zu wirklichen Kanälchen, die kaudalwärts folgenden Anlagen werden rudimentär, kurz nachdem sich zuvor alle 13 mit dem Sammelgang vereinigt haben. Bei ca. 10 cm langen Ammocoetes ist die Vorniere auf der Höhe ihrer Entwickelung, gleichzeitig ist aber auch bereits die vom Coelomepithel ihren Ursprung nehmende Urniere gut ent-

Digitized by Google

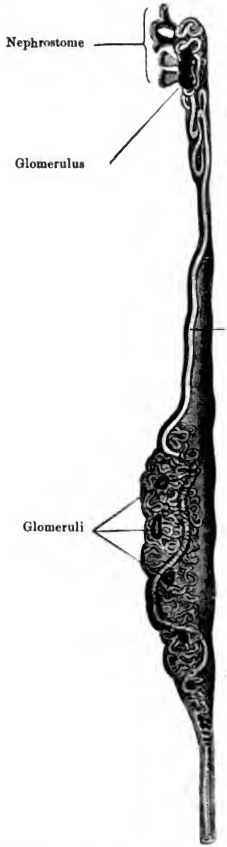


Fig. 373. Das Exkretionssystem von Petromyzon fluviatilis, 22 mm lang, ist herauspräpariert und von der medialen Seite abgebildet. Nach Wheeler. In der Figur ist nur ungefähr die Hälfte des primären Harnleiters dargestellt. Kaudalwärts von der Vorniere ist der Sammelgang stark gewunden. An der Vorniere sind vier Nephrostome und ein gelappter Glomerulus vorhanden. Zwischen Vorniere und Urniere liegt eine grosse, kanälchenfreie Strecke.

wickelt, so dass sich also in diesem Stadium beide Nierensysteme in Tätigkeit befinden. Bei der nun einsetzenden Rückbildung der Vorniere (Tiere von 17 mm Länge) schwindet zuletzt der Glomerulus (Glomus), welcher sogar noch bei geschlechtsreifen Tieren persistieren kann; auch für die Nephrostomen gilt dies zuweilen.

Die weitere Ausbildung der Urniere erstreckt sich über einen ausserordentlich langen Zeitraum, derart, dass kaudalwärts immer neue Kanälchen gebildet werden, während am kranialen Ende schon bei 12 mm langen Larven eine Rückbildung einsetzt. Letztere erstreckt sich schliesslich auf $^2/_3$ des ganzen Organes.

b) Myxinoiden.

Die Kenntnisse über das Nierensystem der Myxinoiden sind sehr lückenhaft, und es besteht noch keine Sicherheit darüber, ob es nur zur Entwickelung eines oder zweier Harnorgane (Vorniere und Urniere) kommt.

Die erste Anlage der Vorniere ist dunkel, und man weiss nur, dass sie erst spät auftritt. In den von Price geschilderten Embryonen erstreckt sich die Vorniere bereits in einer Ausdehnung von 70 Segmenten, nämlich vom 11. bis zum 80. Rumpfsegment.

Es handelt sich dabei um eine lange Serie quer zur Längsachse des Tieres gestellter, zum grössten Teil metamer angeordneter Harnkanälchen, welche

Digitized by Google

grösstenteils durch einen anfangs soliden und später sich höhlenden Ausführungsgang miteinander verbunden sind. Dieser Gang entwickelt sich später als die Harnkanälchen, aber beide entstehen aus demselben Blastem. Ein Unterschied liegt darin, dass es bei der Anlage der Harnkanälchen zu einer trichterartigen Ausstülpung der Leibeshöhle kommt, was bei der Anlage des Ausführungsganges nicht der Fall ist.

Im weiteren Verlauf der Entwickelung wird das vordere (kraniale) Ende der Niere einer starken Reduktion unterworfen, während sich der hintere (kaudale) Abschnitt erhält und in der Zahl (26—31) seiner Harnkanälchen mit dem Verhalten des erwachsenen Tieres ungefähr übereinstimmt. Nun zeigt sich aber ein bemerkenswerter Unterschied zwischen dem kranialen und dem kaudalen Abschnitt der Niere. Der erstere besteht nämlich aus Harnkanälchengruppen, welche durch Mesenchymgewebe zu einem einheitlichen, weit in die Leibeshöhle vorspringenden Organ zusammengefasst werden und sich zum Teil in dieselbe öffnen (Coelomtrichter), ohne sich jedoch mit dem Ausführungsgang zu verbinden. Der kaudale Abschnitt dagegen, welcher mit dem kranialen nur durch einen Abschnitt des Ausführungsganges (ohne Harnkanälchen) verbunden ist, besteht aus blind mit einem Malpighi'schen Körperchen beginnenden, in den Ausführungsgang mündenden Kanälchen.

Ob der kraniale, im weiteren Laufe der Entwickelung immer mehr rudimentär werdende Abschnitt als Vorniere und der kaudale als Urniere aufzufassen ist, lässt sich bis dato nicht entscheiden, da eine Lücke in der Entwickelung vorliegt. Man spricht also vorläufig besser nur von einem „kranialen und kaudalen Nierenabschnitt" (Felix).

Beziehungen der Exkretionsorgane zum Generationssystem existieren bei Cyklostomen nicht. Die beiden in ihrer Anlage über die ganze Körperlänge sich erstreckenden und wahrscheinlich in unmodifizierter Form das ganze Leben hindurch persistierenden Vornieren-, bezw. Urnieren-Gänge münden jederseits in den Urogenitalsinus, und die Geschlechtsprodukte werden, wie bereits erwähnt, durch die Pori genitales eben dahin entleert.

Bei den **Teleostiern** hat die atypisch sich anlegende, in ihrem drüsigen Abschnitt über 1—5 Segmente sich erstreckende (vergl. Felix) Vorniere in weitaus der grössten Mehrzahl der Fälle[1]) nur eine vorübergehende Bedeutung, insofern die Urniere das bleibende Exkretionsorgan darstellt. Diese, ebenfalls atypisch sich anlegend, liegt zwischen Wirbelsäule und Schwimmblase und stellt ein langes, schmales Band von wechselnder Ausdehnung dar. Sekundäre Verwachsungen zwischen den Organen beider Seiten sind nicht selten.

Der Harnleiter ist im Sinne eines primären Urnierenganges (d. h. eines Vornierenganges) zu deuten und kann mehr oder weniger frei oder auch ins Nierenparenchym eingebettet liegen. Nach

[1]) Eine Ausnahme machen Lepadogaster, Fierasfer (vergl. Emery) und Zoarces, bei welchen die Vorniere das ganze Leben hindurch persistiert. (Bei Lepadogaster persistiert ein kopfwärts liegender grosser Malpighi'scher Körper der Vorniere; die Urniere besitzt keine Malpighi'schen Körper.) Das Urogenitalsystem von Lepadogaster zeigt auch in anderen Beziehungen sehr bemerkenswerte Besonderheiten (vergl. Guitel).

Digitized by Google

hinten zu fliessen die Harnleiter in der Regel zusammen und blähen sich zu einer Art von Harnblase auf, die aber mit dem gleichnamigen, früher schon geschilderten Organ der Amphibien und Amnioten nichts zu schaffen hat. Das Endrohr der Blase mündet meistens hinter dem After, entweder getrennt für sich oder zusammen mit den Geschlechtsgängen, in einem Porus oder auf einer Papilla uro-genitalis aus.

Von einer Abgliederung des primären Urnierenganges in einen sekundären Urnieren-, sowie in einen Müller'schen Gang, bezw. von Beziehungen des Exkretionsapparates zum Generationssystem ist bei Teleostiern nichts nachzuweisen, wohl aber ist dies, wie früher schon erwähnt, bei **Selachiern** der Fall[1]). Der vordere Abschnitt der Urniere setzt sich beim Selachiermännchen mit der Geschlechtsdrüse in Verbindung, wird zur Geschlechtsniere, d. h. zum Nebenhoden, und entsendet seine Kanälchen in den vorderen Abschnitt des sekundären Urnierenganges, welcher dadurch zu einem Samenleiter (Ductus deferens) wird; der hintere Urnierenabschnitt dagegen, als reines Harnsystem persistierend, entleert sein Sekret durch Vermittelung von besonderen Harn-Kanälen in den hintersten (kaudalsten) Abschnitt des sekundären Urnieren- oder Wolff'schen Ganges[2]). Beim Weibchen steht die

[1]) Die Vorniere der Selachier zeigt stets nur eine spärliche Entwickelung (rudimentärer Charakter). Sie erstreckt sich meistens nur über 3—5, seltener (Raja, Torpedo) über 7—8 Segmente. Ihre Ausdehnung schwankt übrigens nicht nur innerhalb der einzelnen Familien, sondern auch individuell bei der gleichen Art, ja sogar auf den beiden Seiten desselben Tieres. Eine exkretorische Funktion scheint sie niemals auszuüben.

[2]) Bei den Holocephalen, wo es keine Vasa efferentia (Ductus efferentes) gibt, kann von einer Geschlechtsniere nicht die Rede sein. Dennoch zeigt sich auch hier die Niere deutlich in einen grossen vorderen und einen kleineren hinteren Abschnitt differenziert. Diese Scheidung ist nicht nur an der Niere selbst bemerklich, sondern spricht sich auch besonders deutlich in dem Verhalten der Ausführungswege aus. Der vordere, im Gegensatz zu den Selachiern, grössere Abschnitt entspricht übrigens dem vorderen Abschnitt der letzteren nur zum Teil.

Bei Callorhynchus ist er mehr kompakt, während er bei Chimaera deutlich gelappt ist. Die austretenden Kanälchen senken sich alle in den Ductus deferens ein.

Die Ausführungsgänge des hinteren Nierenabschnittes, dessen Antimeren über ihre ganze Länge hin verschmelzen, sind viel weniger zahlreich, zum grössten Teil ampullenartig erweitert und haben mit dem Ductus deferens nichts zu schaffen, sondern fliessen jederseits zu einer einzigen Öffnung im Sinus urogenitalis zusammen.

So verhält es sich bei Chimaera; bei Callorhynchus dagegen münden von den 6 Ausführkanälen die vorderen 4 gemeinsam und unabhängig von den hintersten zwei.

Alles dies gilt für männliche Tiere.

Bei den Weibchen öffnen sich die im übrigen wie bei den Männchen sich verhaltenden Endkanäle in eine unpaare mediane Blase, welche rings von Bindegewebe umschlossen zwischen den beiden Ovidukten liegt und hinter den Geschlechtsöffnungen in die Kloake einmündet. Diese sogen. „Harnblase“ wird bei allen übrigen Selachiern vermisst. Ihre morphologische Bedeutung ist unklar. Jedenfalls ist sie nicht zu verwechseln mit der als „Vesicula seminalis“ beschriebenen Aussackung der weiblichen Chimaera. Dieses eigentümliche Gebilde findet sich, wenn auch in etwas abweichender Form, bei Callorhynchus.

Die oben geschilderten Verhältnisse stellen sich als primitive heraus, indem sich bei Holocephalen noch keine so grosse (4—6) Zahl von Endkanälchen der Niere vom Ductus deferens emanzipiert haben, als bei Selachiern (12 und mehr). Massgebend ist auch, dass sich bei Holocephalen noch keine Geschlechtsniere differenziert, dass die kaudale Nierenzone noch sehr klein ist im Vergleich mit der übrigen Niere, dass jedes Nierensegment noch mehr oder weniger deutlich seinen eigenen Ausführungskanal besitzt, und dass endlich die kaudalen Endkanäle nicht miteinander verschmolzen sind, wie dies bei Selachiern der Fall ist (Redeke).

Digitized by Google

Geschlechtsdrüse in gar keiner Beziehung zum sekundären Urnierengang, und die Eier werden durch die Müller'schen Gänge entleert. (Zur genaueren Orientierung über diese Verhältnisse verweise ich auf die das Urogenitalsystem der Urodelen darstellende Figur 375 A, B.)

Die Niere der Selachier kann zahlreichen individuellen Form- und Grösseschwankungen unterliegen, wobei auch zuweilen eine asymmetrische Entwickelung eine Rolle spielt. Es handelt sich dabei, wie es scheint, um gewisse Anpassungsverhältnisse an andere Eingeweide, Tractus intest. etc. Häufig weist der eingekerbte Aussenrand auf eine ursprünglich streng segmentale Anlage des Organes hin, und damit stimmt auch die metamere Anordnung der fetalen Nephrostomen überein. Später verwischt sich der segmentale Charakter, indem die Nierentrichter bei erwachsenen Tieren ausnahmslos in viel geringerer Zahl vorhanden sind, als die auf die Leibeshöhle entfallenden Wirbel. Dabei unterliegen die Trichter vielen Zahl- und Grösseschwankungen, je nach verschiedenen Gattungen, oder sogar nach verschiedenen Individuen [1]).

Bei den **Ganoiden** besteht die Vorniere aus einer verschieden grossen Anzahl von Segmentalkanälchen, wie z. B. bei Amia jederseits aus acht bis elf, bei Lepidosteus wahrscheinlich aus fünf bis sechs, bei Sturionen [2]) aus mindestens sechs.

Bei Polypterus kommen in der Vorniere jederseits nur zwei Nephrostomen zur Entwickelung, gleichwohl aber gewinnt das Organ auf der Höhe seiner funktionellen Entwickelung einen ansehnlichen Umfang. Der Grund davon liegt wesentlich in dem stark ausgedehnten und vielfach gewundenen Vorderende des Vornierenganges (Graham Kerr).

Bemerkenswert ist, dass die betreffenden Wimper-Trichter oder Nephrostomen der Ganoiden-Vorniere ein doppeltes Verhalten erkennen lassen. Sie öffnen sich nämlich teils in der Bauchhöhle, teils in einem Raum, welcher den mehr oder weniger gelappten, mit der Aorta in Verbindung stehenden Glomus enthält und von der Bauchhöhle gänzlich abgeschlossen ist. (Vergl. das bei der Einleitung über die „Vornierenkammer" Mitgeteilte.) Im ersteren Falle spricht man von Aussen-, im letzteren von Innentrichtern.

Während über die segmentale Anordnung der Vorniere noch keine genauen Berichte vorliegen, kann eine solche für die weiter kaudal [3]) sich anlegende und als definitives Exkretionsorgan persistierende Urniere als sicher gelten.

---

[1]) Zeitlebens finden sich Nephrostomen bei folgenden Haien: Squatina, Acanthias, Spinax, Centrophorus, Cestracion, Scymnus, Hexanchus, Heptanchus, Pristiurus, Scyllium und Chiloscyllium, Vermisst werden sie bei Carcharias, Mustelus, Echinorhinus, Myliobatis, Raja.

[2]) Bei Sturionen finden sich im Bereich der Vorniere jederseits ein medialer und ein lateraler Sammelgang, welche beide am Kopfende der Vorniere miteinander kommunizieren.

[3]) Während beide Nierensysteme bei Sturionen nur durch 3—4 Leibessegmente voneinander getrennt sind, liegen bei Amia calva 16—17 Segmente dazwischen, und auch bei Lepidosteus sind beide Systeme weit voneinander getrennt. Bei Calamoichthys dagegen decken sich beide, d. h. Vor- und Urniere existieren in denselben Leibessegmenten.

Digitized by Google

Die Urniere gewinnt bei Sturionen erst später, d. h. erst nachdem die einzelnen Kanälchen sich mit dem primären Harnleiter verbunden haben, eine Verbindung mit dem Peritonealraum (Nephrostomen), und hierin liegen wichtige Anknüpfungspunkte mit den Urodelen [1]).

Dipnoër.

Bei den Dipnoërn, so z. B. bei Protopterus [2]), liegen die als definitive Harndrüsen fungierenden Urnieren als lange, im Querschnitt platt-ovale Organe seitlich von der Wirbelsäule. Sie beginnen etwas vor der Rumpfmitte fein zugespitzt und verbreitern sich, ähnlich wie bei Selachiern, allmählich nach rückwärts. Ihre Aussenränder sind glatt. In ihrer Umgebung, namentlich lateralwärts, findet sich ein Mantel von Lymph- und Fettgewebe, welcher über die Mittellinie herüber mehrfache Verbindungsbrücken erzeugen und kaudalwärts zu einer, pflockartig in das hinterste Coelomende sich einkeilenden Masse von beiden Seiten zusammenfliesst. Nephrostomen fehlen bei ausgebildeten Tieren spurlos. Die Ausführungsgänge werden durch die Urnierengänge repräsentiert; es lässt sich aber, bevor entwickelungsgeschichtliches Material vorliegt, nicht mit Sicherheit entscheiden, ob es sich dabei um primäre, oder um sekundäre Urnierengänge handelt, d. h. ob, wie bei Selachiern und Amphibien, eine Abspaltung eines Müller'schen Ganges anzunehmen ist oder nicht. Die Gänge öffnen sich bei beiden Geschlechtern dicht hinter den Mündungen der Geschlechtsgänge durch zwei schlitzartige Öffnungen in die Kloake (vergl. Fig. 385).

Die „Harnblase" oder das Kloakencoecum (Kerr), welches sich zwischen Rectum und Urogenitalkanäle in die Kloake öffnet, ist auf Grund ihrer dorsalen Lage zum Rektum, bezw. ihrer Genese

---

[1]) Im Bau der Vorniere von Amia dagegegen tritt eine Annäherung an die Teleostier deutlich hervor (Verkürzung der Vornierenkammer und die Verbindung derselben mit nur einem Trichter). Eine Differenz liegt dagegen in der Anwesenheit des zweiten Aussentrichters.

[2]) Bei Ceratodus besteht die Vorniere aus drei ausgebildeten und der Andeutung eines vierten Segmentes. Sie zeigt viel Ähnlichkeit mit der Vorniere der anuren und urodelen Amphibien. Die bei Ceratodus jederseits in der Zweizahl vorhandenen Trichter münden frei in die allgemeine Leibeshöhle, in welche hier medial, den Trichtern gegenüber, von der Aorta her ein Glomerulus eingestülpt ist. Es kommt also hier nicht zum Abschluss des Malpighi'schen Körpers der Vorniere gegen die übrige Leibeshöhle, d. h. nicht zur Bildung einer Vornierenkammer. Bei Lepidosiren, wo sich ebenfalls nur zwei Nephrostomen der Vorniere anlegen, kommt jene Abkammerung teilweise zustande, doch öffnet sich auch hier der Vornierenraum am kaudalen Abschnitt des Organs frei in die allgemeine Leibeshöhle. Der Vornierengang (— und dies gilt wahrscheinlich für sämtliche Dipnoër —) entsteht als eine solide, flache Zellwucherung im Mesoblast an der gewöhnlichen Stelle, nämlich an der Verbindung zwischen Myotom und Seitenplatte, dicht unter dem Ektoderm, von dem er sich aber scharf absetzt. Die Höhlung erfolgt sekundär, und zwar offenbar unter dem mechanischen Einfluss der durch die Nephrostomen eindringenden Coelomflüssigkeit, wie dies auch bei Froschlarven beobachtet wird. Die anfangs streng metamer angeordneten Mesonephros-Tubuli vermehren sich schon sehr bald so, dass sie die Myotomen derselben Region an Zahl etwa zweimal übertreffen. Das äussere Ende je eines Mesonephros-Tubulus bricht in den Vornierengang durch, das innere erweitert sich unter nachfolgender Einstülpung eines Glomerulus zu einer Malpighi'schen Kapsel. Das Lumen derselben entsteht also sekundär im Mesoblast und hat ab origine mit dem Coelom nichts zu schaffen. Peritonealtrichter existieren bei Lepidosiren in keinem Entwickelungsstadium des Mesonephros (Graham Kerr).

Digitized by Google

(Ausstülpung des Urogenitalsinus) viel eher mit der Rektaldrüse (Processus digitiformis) der Selachier, als mit der Harnblase der Amphibien zu vergleichen. Eine Parallele mit der sogenannten Harnblase der Ganoiden und Teleostier ist dagegen nicht unmöglich.

Amphibien.

Wenn sich auch bei den Amphibien die ursprüngliche Vornierenanlage über eine grössere Zahl von Leibessegmenten erstreckt, so kommen doch bei Urodelen in der Regel jederseits nur zwei, bei Anuren drei und bei Gymnophionen zwölf bis dreizehn Vornierenkanälchen zur Ausbildung.

Bei keinem anderen Wirbeltier-Embryo sind so typisch gebaute Vornierensegmente bekannt, wie bei den Gymnophionen, und dieses primitive Verhalten prägt sich auch noch in der Urniere aus[1]). Diese reicht nämlich in Form eines langen, schmalen, varikösen Bandes in der Regel vom Herzen bis zum Vorderende der oft langgestreckten Kloake. Bei genauerem Studium ergibt sich, dass sie aus einzelnen, in embryonaler Zeit rein segmental (d. h. im Sinne der Gliederung der Stammzone des Körpers) angelegten Knäueln besteht, an denen man je ein Corpusculum renis (Malpighii), einen Peritonealtrichter oder ein Nephrostom, sowie einen Ausführungsgang unterscheiden kann (Fig. 389, 390).

Bei erwachsenen Tieren persistiert das Verhalten zuweilen im vordersten Nierenabschnitt, während im übrigen Organ durch sekundäre Wachstumsvorgänge später bis zu 20 Trichter in einem einzigen Leibessegment getroffen werden. Die Gesamtzahl der Nephrostomen in jeder Niere mag an tausend oder mehr betragen.

Die Nieren der Urodelen und Anuren liegen, wie überall, dorsalwärts in der Leibeshöhle, dort mehr bandartig in die Länge gestreckt, hier mehr gedrungen, kürzer und in ihrer Ausdehnung auf die mittlere Rumpfgegend beschränkt.

Bei den Urodelen zerfallen die Nieren stets in einen vorderen, schlankeren, und in einen hinteren, kompakteren Abschnitt. Letzterer fungiert, wie bei Selachiern, nur als Harndrüse (Fig. 375 *N*), und wird als Beckenniere bezeichnet, der vordere Abschnitt dagegen tritt im männlichen Geschlecht in Beziehung zur Sexualdrüse und wird deshalb schlechtweg Geschlechtsniere (Nebenhoden) genannt. Es erstrecken sich nämlich vom Hoden aus samenführende Kanälchen (Fig. 375 **A** *Ho Ve Ve*), sogenannte Ductuli efferentes (Vasa efferentia), entweder direkt oder nach vorheriger Bildung eines Sammelganges (†), in das Nierenparenchym hinein und münden hier in die Harnkanälchen ein. Letztere werden also von dem betreffenden Punkte an, so gut wie der gesamte, am Vorderende der Niere beginnende Harnsamenleiter, von Harn und

1) Die Rückbildung der Vorniere fällt bei Urodelen und Anuren zusammen mit dem Beginn der Metamorphose, bei Gymnophionen (Hygeophis rostratus) tritt sie ein, wenn die Urniere z. gr. T. ausgebildet ist und ist vollendet, bevor die Gesamtentwickelung des Tieres abgeschlossen ist. Bei Larven von Siphonops und Coecilia compressicauda scheint die Rückbildung viel früher zu erfolgen.

Digitized by Google

Samen durchflossen (Fig. 375 **A** *lg*, *a*). Die Hinterenden der beiden Gänge münden, nachdem sie bei männlichen Urodelen, ebenfalls wieder wie bei Selachiern, zuvor noch aus der Beckenniere sehr lange Sammelkanäle aufgenommen haben, bei Urodelen und Anuren jedes für sich, und auch von den Geschlechtsgängen getrennt, in die Kloake aus[1]).

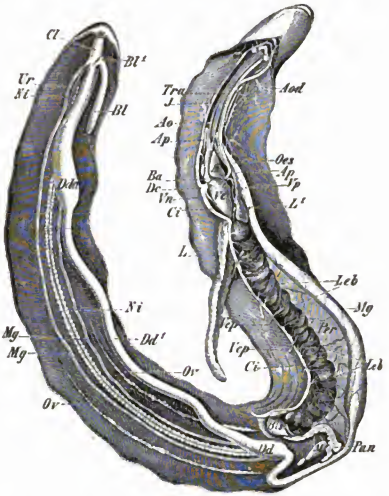


Fig. 374. Der gesamte Situs viscerum von Siphonops annulatus (♀). Die Körperdecken sind in der ventralen Mittellinie geschlitzt und nach beiden Seiten auseinandergelegt. Tractus intestinalis: *Bl*, *Bl¹* der vordere grössere und der hintere kleinere Zipfel der Harnblase, *Bls* Gallenblase, *Cl* Kloake, *Dd*, *Dd¹* Mitteldarm, *Dda* Enddarm, *Leb* Leber, *M* Milz, *Mg* Magen, *Oes* Ösophagus, *Pan* Pankreas, *Per* Peritoneum (Ligamentum gastro-hepaticum). Urogenitalorgane: *Mg*, *Mg* Müller'sche Gänge (Ovidukte), *Ni*, *Ni* Niere, *Ov*, *Ov* Ovarien, *Ur* Ureter. Respirationssystem: *L* rechte, wohlausgebildete —, *L¹* linke, rudimentäre Lunge, *Tra* Trachea. Zirkulationssystem: *Ao* Aorta ascendens der rechten Seite; die der linken Seite ist nicht besonders bezeichnet, *Aod* Aorta descendens der linken Seite, *Ap*, *Ap* Arteria pulmonalis, *B* Conus arteriosus, *Ci* Vena cava inferior, *Dc* Ductus Cuvieri. *J* Vena jugularis, *Ve* und *A* Ventrikel und Atrium des Herzens, *Vep*, *Vep* Vena portarum, *Vn* Vene, welche das Blut aus dem Urogenitalsystem, aus der Muskulatur des Rückens und aus dem Wirbelkanal zum Herzen führt, *Vp* Vena pulmonalis.

Bei Anuren ziehen die Gänge, der Lage der Niere entsprechend, auf eine grössere Strecke frei durch den Leibesraum dahin und zeigen

[1]) Bei Alytes (Weibchen) fliessen die Gänge an ihrem Hinterende zu einem kurzen, unpaaren Kanal zusammen. Derselbe öffnet sich etwas weiter abwärts in die Kloake als die Müller'schen Gänge.

Digitized by Google

beim männlichen Geschlecht eine während der Brunstzeit als „Samenbehälter dienende, blasenartige Erweiterung („Samenblase"). Von den Beziehungen der Ductus efferentes des Hodens zu den Nierenkanälchen wird beim Geschlechtsapparat die Rede sein.

Die Harnblase der Amphibien entsteht als eine unpaare Ausstülpung der Kloakenwand, und insofern entwächst sie demselben

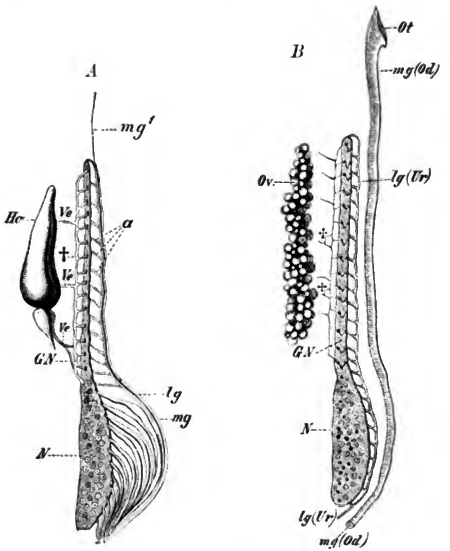


Fig. 375. Schema des Urogenitalsystems eines männlichen (A) und eines weiblichen (B) Urodelen, mit Zugrundelegung eines Präparates von Triton taeniatus. Nach J. W. Spengel. *a* Ausführungsgänge der Harnkanälchen, welche sich in den sogen. Leydig'schen Gang *lg*, *lg* (Harnsamenleiter) einsenken; letzterer fungiert beim Weibchen (Fig. B bei *lg*) einzig und allein als Harnleiter (*Ur*). Das System der Ductuli efferentes testis (Vasa efferentia) und ihres Sammelganges (*lg*) wird hier abortiv. *GN* Geschlechtsniere (Nebenhoden des Männchens), *Ho* Hoden, *mg*, *mg*^{1} (*Od*) Müller'scher Gang, *N* eigentliche oder sogenannte Beckenniere, *Ot* Ostium des Müller'schen Ganges (Ostium tubae) beim Weibchen, *Ve*, *Ve* Ductuli efferentes testis (Vasa efferentia), welche sich in einen Sammelgang † vereinigen.

Mutterboden wie die Harnblase der Säuger. Gleichwohl aber kann von einer vollkommenen Homologie beider nicht die Rede sein. Die Amphibien-Harnblase entspricht nämlich der ganzen Allantois der höheren Formen, und letztere ist auch in der Reptilien-Harnblase noch mitenthalten, während, wie später gezeigt werden wird,

Digitized by Google

die Harnblase der plazentalen Säuger schon lange vor dem Auftreten einer Allantois, mit der sie gar nichts zu schaffen hat, vorhanden ist. Sie ist also zum allergrössten Teil als eine Neuerwerbung zu betrachten, und dies gilt in vollem Umfang auch für die Urethra und den Sinus urogenitalis der Säuger.

In unpaarer Form persistiert die Harnblase bei Siren und Proteus zeitlebens, während sie bei Amphiuma zu einem ausserordentlich langen, fingerartigen Schlauch auswächst, der bis zur Gallenblase nach vorne ragen kann.

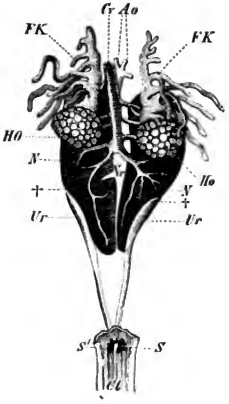


Fig. 376.

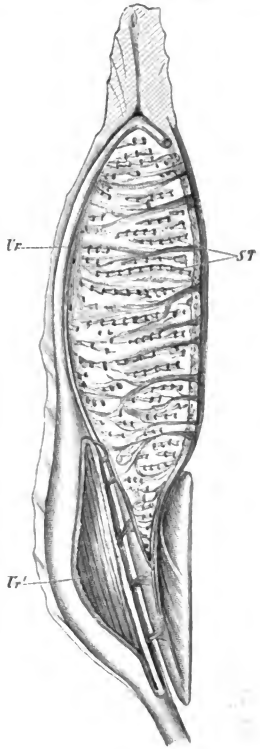


Fig. 377.

Fig. 376. Urogenitalapparat einer männlichen Rana esculenta. *Ao* Aorta, *Cv* Vena cava inferior, *FK. FK* Fettkörper, *Ho. Ho* Hoden, *N N* Nieren, *S*, *S'* Ausmündung der Ureteren in die Kloake (*Cl*), *Ur*, *Ur* Ureteren, welche bei † am lateralen Nierenrand hervortreten, *Vr* Venae revehentes des Nierenpfortaderkreislaufes.

Fig. 377. Niere mit Nephrostomen eines männlichen Discoglossus pictus. Flächenansicht nach J. W. Spengel. Man sieht auf der der Bauchhöhle zugekehrten freien Fläche bei *ST* die Nephrostomen (Segmentaltrichter), *Ur* Ureter, der sich bei *Ur'* zur sogenannten Samenblase erweitert.

Digitized by Google

Wenn man absieht von den Gymnophionen, wo die höchst eigenartige Blase sekundäre Veränderungen durchgemacht hat, und wo ausserdem infolge der Ausstülpungsfähigkeit der Kloake besondere Verhältnisse vorliegen können, sieht man bei den übrigen Amphibien, wie sich die Form und Lagerung der Harnblase dem Situs viscerum anpasst, so dass man bald einer einfachen Sackform (Amblystoma), bald einer unter den mannigfaltigsten Modifikationen sich vollziehenden Teilung der Blase an ihrem Scheitel begegnet (Salamandra, Triton, sehr viele Anuren). Bei Alytes und Bombinator besteht sie sogar aus zwei getrennten Schläuchen, die erst nahe an der Ausmündungsstelle zusammentreffen.

Andeutungen einer segmentalen Anlage des Urogenitalapparates finden sich bei erwachsenen Urodelen nur noch spurweise im Geschlechtsabschnitt der Niere; im Beckenabschnitt, sowie in der ganzen Niere der Anuren, welche ein mehr einheitliches, kompaktes oder doch ein nur wenig gelapptes, plattes Organ darstellt, ist sie verwischt. Hier wie dort aber erhalten sich die Nephrostomen in grosser Zahl das ganze Leben hindurch an der vom Peritoneum überzogenen ventralen Nierenfläche.

Bei Anuren stehen die Nephrostomen nur in der Larvenperiode mit den Harnkanälchen in offener Verbindung, später aber rücken sie von ihnen ab und münden in die Renalvenen (Vena cava posterior) ein. Durch diese Verschiebung stellt sich die Bauchhöhle der Anuren, wie diejenige der Amnioten, als ein Lymphraum dar, insofern das vorher dem Körper verloren gehende peritoneale Transsudat nach Art der übrigen Lymphe dem Blutgefässsystem wieder zugeführt wird und so dem Organismus erhalten bleibt.

Reptilien und Vögel[1]).

Bei den Sauropsiden — und dies gilt auch für die Mammalia — emanzipiert sich, wie früher schon erwähnt, die Urniere, soweit sie in postembryonaler Zeit sich forterhält, in der Regel gänzlich vom exkretorischen Apparat, während eine neue, jeglicher Nephrostomen entbehrende Niere (**Metanephros**) die Rolle der Harndrüse übernimmt.

Nie erreicht diese Niere die Ausdehnung der, wie wir wissen, bei den Anamnia zuweilen durch die ganze Leibeshöhle sich erstreckenden Urniere, sondern sie stellt in der Regel ein kleineres, kompaktes oder gelapptes, meistens auf die hintere Rumpfhälfte beschränktes, oder auch ganz in die Beckengegend gerücktes Organ dar. Dies gilt z. B. für die Mehrzahl der Reptilien und für alle Vögel (Fig. 378, 379 *N*) ja es kann sich das zuweilen verjüngte Hinterende der Niere unter besonderer Abzweigung des Ureters bis in die Schwanzwurzel hinein erstrecken, so z. B. bei Lacerta, wo es zugleich an der be-

[1]) Die in sehr früher Fetalzeit sich anlegende Vorniere bleibt bei allen Amnioten, soweit unsere Kenntnisse bis jetzt reichen, rudimentär, besteht nur sehr kurze Zeit, und ihre Entwickelung ist infolgedessen eine nur sehr unvollständige. Dies hat seinen Grund in der Organisationsstufe, auf welcher der Embryo das Ei verlässt und geboren wird, d. h. in der hohen Entwickelung, welche die Nachniere zu der betreffenden Zeit bereits erreicht hat. Die Tätigkeit der Vorniere als Harnorgan ist, zumal bei Säugern, sehr zweifelhaft.

Digitized by Google

treffenden Stelle zu einem Zusammenfluss der Organe von beiden Seiten kommt.

Dem Gesagten zufolge werden sich die Ureteren gar nicht mehr, oder aber mehr oder weniger weit, frei durch die Bauchhöhle erstrecken. Letzteres ist z. B. bei Krokodiliern und in noch höherem Grade bei Vögeln der Fall, bei welchen die Niere in die Beckenhöhle förmlich eingegossen erscheint und auf ihrer Dorsalfläche, ähnlich wie die Lunge, das Skelettrelief in umgekehrter Weise repetiert (Fig. 378). Die ventrale, abgeplattete Nierenfläche ist in der Regel gelappt, durch die sich einwühlenden Venen (Fig. 379 *V*, *V*) oft von sehr tief einschneidenden Furchen durchzogen und mannigfach zerklüftet; die Hinterenden beider Nieren können, ähnlich wie bei Lacertiliern, in der Mittellinie zu einer Masse zusammenfliessen.

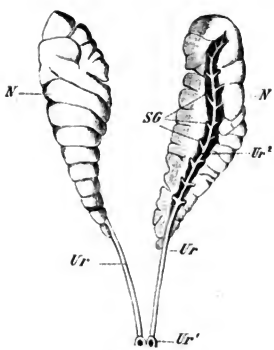


Fig. 378.

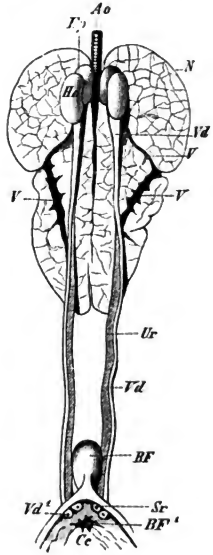


Fig. 379.

Fig. 378. Harnapparat von Monitor indicus. Die rechte Niere in natürlicher Lage, die linke um ihre Längsachse lateralwärts gedreht, so dass der Ureter und die Sammelgänge sichtbar werden. Die Harnblase ist weggelassen. *N*, *N* Niere, *SG* Sammelgänge, welche in den Ureter *Ur*² *Ur* einmünden. *Ur*¹ Mündung des Ureters in die Kloake.

Fig. 379. Männlicher Urogenitalapparat von Ardea cinerea. *Ao* Aorta, *BF* Bursa Fabricii, welche bei *BF*¹ ebenfalls in die Kloake mündet. *Ep* Nebenhoden (Epididymis), *Ho* Hoden, *N* Niere, *Ur* Ureter, der bei *Sr* in die Kl. (*Ce*) mündet. Letztere ist aufgeschnitten. *Vd* Ductus (Vas) deferens, welches bei *Vd*¹ auf einer Papille in die Kloake mündet, *V*, *V* durch Venen erzeugte Furchen auf der ventralen Nierenfläche.

Zwischen rechts und links herrscht durchaus nicht immer eine strenge Symmetrie, und zwar am allerwenigsten bei Schlangen,

Digitized by Google

wo die reich gelappten Nieren, ähnlich wie bei fusslosen Sauriern, eine der Körperform entsprechende, lange, schmale, bandartige Form besitzen.

Eine an ihrem Scheitel mehr oder weniger tief eingekerbte Harnblase kommt fast allen Sauriern (auch den Scinken)[1], sowie sämtlichen Schildkröten zu. Sie entspringt von der ventralen

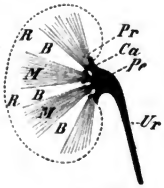


Fig. 380.

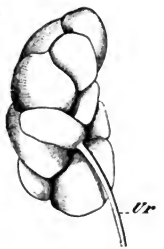


Fig. 381 A.

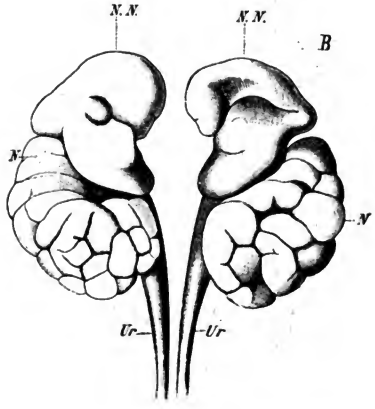


Fig. 381 B.

Fig. 380. Längsschnitt durch eine Säugetierniere. Schema. *Ca* Calyces, *Pe* Pelvis, *R, R* Rinden-, *M, M* Marksubstanz, in sogenannten Pyramiden (*Pr*) angeordnet. Zwischen die letzteren setzt sich die Rindensubstanz in Form von (Bertini'schen) Säulen (*B, B*) hinein fort. *Ur* Ureter.

Fig. 381. A Rechte Niere vom Reh. B Beide Nieren und Nebennieren eines menschlichen Embryos. Ventrale Ansicht. *N, N* Nieren, in Lappen zerfallend, *N.N, N.N* Nebennieren, *Ur, Ur* Ureteren.

Kloakenwand, fehlt aber in postembryonaler Zeit den Schlangen, Krokodiliern und Vögeln[2].

[1] Sie fehlt z. B. den Monitoren und Amphisbänen.

[2] Wo eine Harnblase bei Reptilien vorhanden ist, kann sie der Harnblase bei Amphibien nicht für vollständig homolog erachtet werden, sie entspricht vielmehr nur einem Teil derselben, während die Harnblase der Amphibien, wie oben erwähnt, der ganzen Allantois als gleichwertig zu erachten ist. Ob die Harnblase der Reptilien physiologisch als Harnreservoir aufzufassen ist, erscheint zweifelhaft, da der Harn als breiige Masse in die Kloake entleert wird und sich dort ansammelt.

Digitized by Google

Säuger[1]).

Bei den Säugetieren liegen die verhältnismässig kleinen Nieren auf den M. quadratus lumborum und auf den Rippen auf; sie besitzen meistens einen konvexen Aussen-, resp. Hinter- und einen konkaven Innen- resp. Vorderrand. Dieser wird als Hilus bezeichnet, da an ihm die Blutgefässe und der Ureter ein- resp. austreten. Der Ureter umschliesst mit seinem erweiterten, häufig mehrfach gespaltenen Anfangsstück, mit dem sog. Calyx, bezw. mit den Calyces (Fig. 380 *Ca*), kleine, papillenartige, in den Hilus renalis vorragende Bildungen, (Papillae renales), auf welchen die Harnkanälchen in wechselnder Zahl ausmünden (Fig. 380 zwischen *Pr* und *Ca*). Im weiteren Verlauf fliessen die Nierenkelche zu einem grösseren Hohlraum, dem Pelvis renalis oder dem Nierenbecken, zusammen, und dieses mündet in den zur Blase ziehenden Ureter aus (Fig. 380 *Pe*, *Ur*). (Die Monotremen machen eine Ausnahme. S. später.)

Bei allen Säugern laufen die Ureteren eine grössere Strecke weit frei durch die Bauchhöhle und senken sich dann in die Harnblase ein. Der Eintrittspunkt befindet sich stets auf der Hinterseite, entweder — und dies ist das häufigere Verhalten — unten am Fundus vesicae, oder weiter nach aufwärts gegen den Scheitel zu. (Über die verschiedenen Lagebeziehungen der Ureteren zu den Geschlechtsgängen bei Marsupialiern und Monodelphen vergl. das Kapitel über die Geschlechtsorgane.)

In embryonaler Zeit stellt die Niere eine vielfach gelappte Masse dar, und dieses Verhalten, das im Sinne einer Oberflächenvergrösserung der Rindenschicht (Ausbreitungsmöglichkeit der Glomeruli) zu deuten ist, kann das ganze Leben bestehen bleiben (Cetaceen[2]), Pinnipedier, Ursus, Lutra u. a.), oder es kommt zu einem mehr oder weniger vollkommenen Zusammenfluss der Lappen, Lobi renales (Renculi), wodurch das Organ ein höckeriges, maulbeerartiges, oder auch ein ganz kompaktes Aussehen gewinnen kann (Fig. 381).

Gleichwohl ist aber in diesem Fall die ursprüngliche Sonderung in Lappen häufig noch mehr oder weniger deutlich auf dem Durch-

---

[1]) Im Gegensatz zu allen übrigen Mammalia, wo bei der Urniere keine Nierentrichter mehr zur Entwickelung kommen, treten solche bei der Urniere von Echidna noch auf. Was die Entwickelung der Niere betrifft, so entstehen, wie in der Einleitung bereits auseinander gesetzt wurde, die ersten Nierenknospen an der medio-dorsalen Seite der Wolff'schen Gänge. Die Nierenknospen werden alsbald von einer Kuppe dichten Gewebes umgeben, das sich kaudal unmittelbar an das Urnierenblastem anschliesst, aus dem die kaudalen Urnierenkanäle ihren Ursprung nehmen. (Nierenblastem, Schreiner.) Die vom Wolff'schen Gang aus entstehenden Nierenknospen liefern nur die Ureteren, das Nierenbecken und die Tubuli recti, also nur den ausführenden Apparat der Niere. Die Tubuli contorti und die Glomeruli gehen aus dem Nierenblastem hervor, das sich prinzipiell in keiner Weise vom Urnierenblastem unterscheidet. Die sogenannte definitive Niere ist also — und damit stimmen auch die Erfahrungen an anderen Säugern, sowie an Reptilien und Vögeln überein — von der Urniere prinzipiell nicht verschieden, sondern nur als eine besondere und mächtige Ausgestaltung des kaudalen Teiles der Urniere aufzufassen (F. Keibel)

[2]) Unter den Cetaceen besitzt die geringste Zahl der Läppchen Phocaena communis. Sie beträgt ungefähr 250. Bei Balaenoptera sind ungefähr 3000 vorhanden. Inwieweit es sich hierbei um eine sekundäre, in Anpassung an die äusseren Lebensbedingungen erfolgte Erwerbung handelt, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Digitized by Google

schnitt nachzuweisen. Man unterscheidet nämlich eine in keilförmigen Figuren (Fig. 380 *M*, *Pr*), d. h. in sogen. Pyramiden, angeordnete Innenschicht (Substantia medullaris) und eine äussere, unter der Form von sogen. Säulen (Columnae renales s. Bertini) zwischen die Pyramiden sich hinziehende Rindenschicht (Substantia corticalis (Fig. 380 *R*, *B*).

Die Corpuscula renis (Malpighii), sowie die gewundenen, von Blutgefässen umstrickten Harnkanälchen der Säugetierniere liegen in der Rindensubstanz, die sogen. geraden Harnkanäle dagegen vornehmlich in den Pyramiden, wo sie gegen die Papille hinab unter beharrlichem Zusammenfluss immer grössere Sammelgänge erzeugen.

Was die Harnblase anbelangt, so fungiert als solche bei Monotremen[1]) und Marsupialiern die Allantois. Diese wird nämlich in nachembryonaler Zeit ganz in die Leibeshöhle aufgenommen, und nimmt mit dem fortschreitenden Körperwachstum des Tieres absolut, aber nicht relativ, an Grösse zu. (Bezüglich der bei Echidna herrschenden Verhältnisse verweise ich auf das Kapitel über die äusseren Geschlechtsorgane.)

So begegnen wir also auch hier wieder Verhältnissen, welche auf Reptilien zurückweisen.

Im Gegensatz dazu ist die Harnblase der plazentalen Säuger, wie dies schon früher genauer ausgeführt wurde, zum grössten Teil als eine Neuerwerbung zu betrachten, welche mit der Allantois nichts zu schaffen hat. Sie entsteht so, dass der ursprünglich einheitliche Kloakenraum durch einwachsende Falten in einen ventralen und in einen dorsalen Abschnitt zerlegt wird. Aus dem ersteren geht die Harnblase, aus dem letzteren der spätere Mastdarm hervor, und beide rücken im Lauf der Entwickelung durch das sich bildende Mittelfleisch (Peritoneum) immer weiter auseinander.

Das unterste Ende des proximalwärts an die Blase sich anschliessenden Allantois-Stieles („Urachus") wird ebenso, wie dies auch für die Endstücke der Urnierengänge gilt, in die Anlage der Blase noch miteinbezogen, während der weitaus grössere Rest des Allantoisstieles unter Verlust seines Lumens rückgebildet und in das sogenannte Ligamentum vesico-umbilicale medium umgewandelt wird.

Geschlechtsorgane.

Fische.

Bei **Amphioxus** bleiben die auf jeder Seite des Pharynx und des Darmes liegenden, aus dem ventralen Abschnitt der Semiten hervorgehenden Geschlechtsdrüsen (Gonaden) lange auf einer indifferenten Entwickelungsstufe stehen. Sie zeigen eine streng segmen-

[1]) Bei Echidna-Embryonen setzt sich die Kloake in einen wohlentwickelten Schwanzdarm fort, und dieser steht noch bei weit fortgeschrittenen Embryonen durch einen Canalis neurentericus mit dem Medullarrohr in Verbindung (Reptilienähnlichkeit). Die durch eine frontale Scheidewand erfolgende Aufteilung der Kloake in einen ventralen Abschnitt (Harnblase und Sinus urogenitalis), sowie in einen dorsalen Teil (entod. Endstück des Darmes) führt auch schon bei Echidna zur Bildung eines primitiven Dammes. Die definitive Kloake von Echidna ist demnach eine Neubildung (F. Keibel).

Digitized by Google

tale Anlage und besitzen einen Pfortaderkreislauf, bei welchem die vorderen und hinteren Kardinalvenen in Betracht kommen.

Die reifen Ovarien und Hoden lassen sich schon bei der Betrachtung des Tieres von aussen als rundliche, dem unteren Rand der Myotome ansitzende Ballen unterscheiden, in deren Hohlraum (Keimhöhle) die Geschlechtsprodukte sich bilden. Sie sind von einem Blutmantel umgeben und stimmen, was die äusseren Formverhältnisse betrifft, bei beiden Geschlechtern fast vollkommen überein. Hinsichtlich der beträchtlichen Differenzen ihrer inneren Struktur verweise ich auf die Arbeiten von Boveri und Zarnik. Jeder Gonadenabschnitt entleert von Zeit zu Zeit seinen Inhalt unter Bildung einer Öffnung in die Peribranchialhöhle, von wo aus die Produkte, da keine Geschlechtsgänge zur Ausbildung gelangen, durch den Porus entleert werden.

Von grossem Interesse ist, dass die Gonaden nebenbei auch Exkrete liefern, weshalb sie von seiten mancher Autoren mit dem Urnierensystem der Cranioten in Parallele gebracht werden.

Somit würden also (vergl. das Harnsystem) bei Amphioxus beide Arten von Exkretionsorganen (Vorniere und Urniere) nebeneinander funktionieren (B. Zarnik).

Die Geschlechtsdrüsen der **Cyklostomen,** welche von dem Harnapparat strenge geschieden sind, stellen ein langes, in der Regel unpaares[1]), an der dorsalen Darmseite durch ein peritoneales Mesoarium, resp. Mesorchium suspendiertes Organ dar, welches zwischen den Nieren seine Lage hat[1]). Die Geschlechtsprodukte gelangen durch die Pori genitales, welche bei Petromyzonten an der Spitze einer länglichen Papille sitzen, nach aussen.

Entgegen der gewöhnlichen Annahme, dass die Myxinoiden Zwitter seien, erklärt K. E. Schreiner, dass es sich dabei nur um einen rudimentären Hermaphroditismus handle, und dass alle Myxinen auf Grund des Baues ihrer Geschlechtsorgane in folgende drei grosse Gruppen zerfallen: 1. in Männchen, 2. in Weibchen, 3. in Sterile. Bei den Männchen ist der Hoden gut entwickelt, während das Ovarium entweder gar nicht entwickelt oder degeneriert ist. Bei den Weibchen verhält es sich umgekehrt. Die sterilen Myxinoiden bringen entweder gar keine Geschlechtszellen zur Reife oder degenerieren diese nach ihrer Anlage.

Unter hundert gleichgrossen Myxinen wird man kaum zwei finden, deren Geschlechtsorgane nach Grösse, Ausdehnung, Verteilung von Testis- und Ovarialgewebe, das gleiche Bild darbieten. Häufig sind die beiden Geschlechtsdrüsenzonen nicht scharf voneinander abgesetzt, sondern es besteht noch eine Mischungszone.

---

[1]) Der Geschlechtsstrang der Cyklostomen ist nicht immer unpaar, sondern zeigt sich bei Myxinoiden hier und da doppelseitig entwickelt. Dies weist darauf hin, dass die noch rein hermaphroditischen Vorfahren der Myxinoiden ein paariges Geschlechtsorgan gehabt und eine grössere Zahl kleinerer Eier produziert haben müssen. Wahrscheinlich produzierte der proximale (kraniale) Abschnitt der Geschlechtsdrüse Eier, der distale (kaudale) Spermatozoen, ohne dass jedoch zwischen beiden Bezirken eine scharfe Trennung bestand. — Später wurden dann die Eier dotterreicher, grösser und spärlicher (K. E. Schreiner).

Da bei 25% der untersuchten Ammocoetes die Geschlechtsdrüse ein zwitteriges Verhalten zeigt, so liegt auch hier der Schluss auf alte Zwitterzustände der Vorfahren der heutigen Petromyzonten nahe (Lubosch).

Digitized by Google

Die von einer hornartigen Schale umgebenen Eier sind an beiden Polen mit einem Hackenapparat versehen, mittelst dessen sie aneinander geheftet sind. Die Eier von Bdellostoma Stouti sind etwa 22 mm lang und ca. 8 mm breit. An ihrem einen Pol grenzt sich eine Art von Deckel ab, und sie besitzen eine Mikropyle. Die ganze Entwickelung vollzieht sich innerhalb des Eies, und von einem Larvenstadium im Sinne einer Ammocoetes-Form (Petromyzonten) ist keine Rede (vergl. Bashford-Dean).

Bei den übrigen Fischen gehören unpaare Geschlechtsdrüsen zu den Ausnahmen, und stets ist die ursprüngliche Anlage, wie bei allen übrigen Vertebraten, eine paarige, bilateral symmetrische.

Diese kann dadurch sekundär eine Störung erleiden, dass sich während der weiteren Entwickelung nur das Organ der einen Seite ausbildet oder aber auch, dass beide in der Mittellinie zu einer unpaaren Masse zusammenfliessen. Zuweilen kommt es auch zu einem asymmetrischen Verhalten zwischen rechts und links.

Das häufig ungeheure Mengen von Eiern produzierende Ovarium der **Teleostier** bildet in der Regel einen gegen den Kopf zu blind geschlossenen Schlauch, einen Hohlsack, auf dessen Innenwand die Eier auf längs- oder querlaufenden Blättern entstehen, und dessen Rückwärtsverlängerung die „Tube“ ist. Die meist nur kurzen „Tuben“ fliessen an ihrem Hinterende häufig zu einem unpaaren Kanal zusammen, und dieser mündet in einem Schlitz oder auch auf einer Papille aus, welche sich zu einer Röhre („Legröhre“) verlängern kann.

Von einem direkten Vergleich der Eileiter der Teleostier mit den Müller'schen Gängen anderer Vertebraten kann keine Rede sein. Sie entstehen im Bereich verdickter, unmittelbar hinten, d. h. kaudalwärts, an die Genitalfalten sich anschliessender Strecken des Bauchfellepithels, welche sich sekundär von vorne nach hinten aushöhlen.

Dies geschieht erst, nachdem die lange auf einem geschlechtlich indifferenten Stadium bleibende Genitaldrüse sich in den weiblichen und männlichen Typus gesondert hat.

Bei manchen Teleostiern kommt es, was das Ovarium betrifft, nur zur Bildung eines Halbsackes, einer Rinne, oder stellt das Ovarium eine ganz solide, bandartige Masse dar, so dass die Eier in beiden Fällen nicht wie sonst in einen vom Coelomepithel gänzlich umwachsenen Sack, sondern in das Coelom selbst und von hier aus in „Peritonealtrichter“ gelangen, mittelst deren die Ovidukte in der Nähe des Ovariums mit dem Coelom in offener Verbindung stehen (Osmerus und Mallotus). Wieder in anderen Fällen (Salmoniden, Muraeniden, Cobitis) sind jene durch Trichteröffnungen charakterisierten Kanäle mehr oder weniger verkürzt, oder fehlen sie gänzlich, so dass die Eier durch eine paarige oder unpaare Öffnung (Genitalporen, s. das betreffende Kapitel) in den Urogenitalsinus entleert werden. Ob dieses Verhalten als ein primitives oder als ein regressives, d. h. als ein, unter allmählicher Verkürzung der Eileiter und unter gleichzeitiger Verlängerung der Ovarien erworbenes zu betrachten ist, ist bis dato nicht sicher auszumachen (vergl. B. Haller).

Die Hoden der **Teleostier**, welche nach Lage und Form mit den Ovarien viel Übereinstimmendes besitzen, stellen stets längliche, im Querschnitt runde, ovale oder dreiseitig prismatische Körper dar,

Digitized by Google

welche dorsalwärts an die Nieren, ventralwärts an den Darmkanal stossen [1]). Der Ausführungsgang entwickelt sich nicht wie der Oviduct, als eine einfache Röhre, sondern als ein Netzwerk anastomosierender Kanäle, deren Endabschnitt sich gewöhnlich in den kaudalen

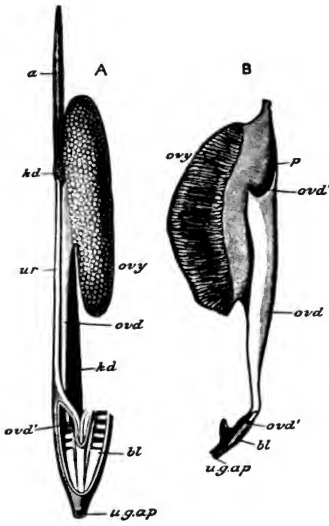


Fig. 382.

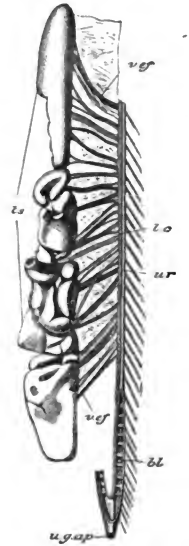


Fig. 383.

Fig. 382. Weiblicher Urogenitalapparat von Lepidosteus (A) und Amia (B). A nach Balfour und Parker; B nach Huxley. *a* rudimentärer vorderer Abschnitt der Niere, *bl* blasenartige Erweiterung der Nierengänge, *kd* Niere, *ovd* Oviduct, *ovd*[1] Öffnung des Oviduktes in die blasenartige Erweiterung der Nierengänge, *ovd''* Peritonealöffnung des Oviduktes, *ovy* Ovarium, *p* Peritoneum, *u.g.ap* Urogenitalöffnung, *ur* Nierengang.

Fig. 383. Männlicher Urogenitalapparat von Lepidosteus. Nach Balfour und Parker. *bl* blasenartige Erweiterung des Harnsamenleiters (*ur*), *le* Längskanal, welcher die querlaufenden Vasa efferentia (*v.ef*) des Hodens (*la*) aufnimmt, *u.g.ap* Urogenitalöffnung.

Abschnitt des Nierenausführungsganges öffnet (Jungersen). Die Urniere geht mit der Geschlechtsdrüse keine Verbindung ein [2]).

[1]) Zwei Typen des Teleostierhodens sind zu unterscheiden: 1. einer mit deutlichen Hodenkanälchen in radiärer Anordnung (Acanthopteren) und 2. einer von mehr acinösem Bau (Cyprinoiden, Hecht, Salmoniden, Clupeaceen und Gadus).

[2]) Weitaus die meisten Teleostier legen Eier, doch gibt es auch lebendig gebärende. Der Seestichling baut sich zum Schutz der Brut ein Nest, und dieses wird aus dem hart werdenden Sekret der Niere gebildet, welch letztere zur Fortpflanzungszeit einen

Digitized by Google

Schliesslich sei noch bemerkt, dass bei Teleostiern ein Hermaphroditismus vorkommt. So liegt bei Serranus und Chrysophrys ein wohlausgebildeter Hoden in der Wand des Eier-

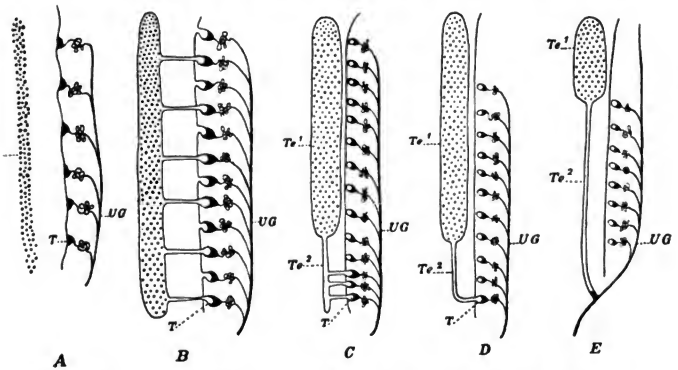


Fig. 384. Schematische Darstellung des Urogenitalsystems der Teleostier, Ganoiden und Dipnoër. Nach J. Graham Kerr. *T* Nephrostomen, *G* Gegend der Geschlechtsdrüsenanlage, *Te*¹ samenproduzierender (rostraler) Abschnitt des Hodens, *Te*² „Regio vesicularis" (Graham, (Kerr) (kaudaler) Abschnitt des Hodens, *UG* Urnierengang. A Primitiver (hypothetischer) Zustand, wo die Geschlechtsprodukte in die Leibeshöhle entleert und von hier aus durch die Nierentrichter nach aussen gelangen. B Bildung der Malpighi'schen Kapseln (= Coelom-Derivate), welche mit der Leibeshöhle noch in Verbindung stehen. Die Geschlechtsdrüsenanlage hat sich zum Hoden entwickelt, der sich zwar von seinem peritonealen Mutterboden abgeschnürt hat, aber gleichwohl mit demselben durch gewisse Malpighi'sche Kapseln mittelst Querkanälen (Vasa efferentia) noch in Verbindung geblieben ist. Acipenser und Lepidosteus zeigen prinzipiell dieses Verhalten der Vasa efferentia. Verbindungen der letzteren untereinander sind in der schematischen Abbildung weggelassen. C Die Urnieren stehen nicht mehr durch Nephrostomen mit dem Coelom in Verbindung. Der Hoden zeigt eine Teilung in zwei Regionen, eine vordere, samenbereitende und eine hintere („Regio vesicularis", Kerr). Die Vasa efferentia sind verschwunden mit Ausnahme einiger weniger, welche im Bereich des kaudalen Endes der Portio vesicularis liegen. D Die Verbindung des Hodens mit dem Urnierensystem ist auf ein einziges Vas efferens am hintersten Ende der Pars vesicularis testis reduziert (Protopterus). Im natürlichen Verhalten kommuniziert das Vas efferens mit verschiedenen Urnierenkanälchen. E Ähnliches Verhalten wie in D, allein die Verbindung der P. vesicularis testis mit dem Urnierensystem wird hier durch einen einzigen weiten Kanal gebildet und ist so eine direkte geworden (Polypterus, Teleostier).

stockes. auch ist ein Vas deferens vorhanden, welches den ganzen Ovarialkanal umschliesst. Serranus soll sich selbst befruchten, bei Chrysophrys findet gegenseitige Befruchtung statt. Fische mit inkonstantem Hermaphroditismus, wie z. B. Gadus morrhua,

Funktionswechsel eingeht. Bei Syngnathus (Seenadel) und Hippocampus (Seepferdchen) werden die Jungen in einer Tasche an der Bauchseite des Männchens und bei dem Weibchen von dem ebenfalls zur Gruppe der lüschelkiemer gehörigen Solenostoma in einer solchen zwischen den Bauchflossen geborgen. Bei den Silnroiden werden sie von dem männlichen Arius im Pharynx getragen, und bei dem Weibchen von Aspredo finden sich die Eier der zarten Bauchhaut angeheftet.

Digitized by Google

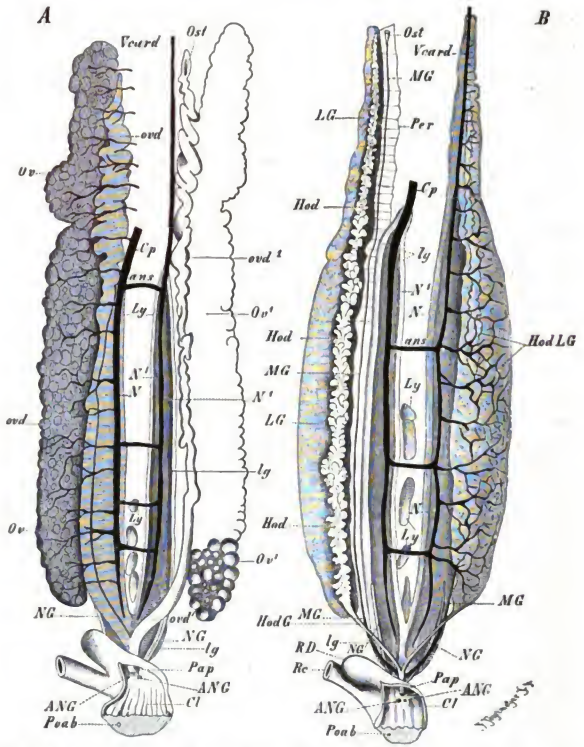


Fig. 385. **A** weiblicher, **B** männlicher Urogenitalapparat von Protopterus annectens. Nach W. N. Parker; z. T. nach J. Graham Kerr verbessert. Die Fig. **A** ist auf der rechten Seite (bei *Ov*¹) nicht ganz ausgeführt. Bezeichnungen auf Fig. **A**: *Ov*, *ovd* und *N* Ovarien, Ovidukt und Niere in situ, d. h. vom Bauchfell noch bedeckt. Zahlreiche Venen ziehen zur Vena cava posterior. *Ov*¹, *ovd*¹ und *N*¹ dieselben Organe der linken Seite nach Wegnahme des Bauchfells. Der Ovidukt ist dadurch viel deutlicher geworden und zeigt bei *Ost* sein Ostium abdominale. Auch die Eier treten bei *Ov*¹ scharf hervor, sind aber nur im hintersten Bezirk ins Ovarium eingezeichnet. Bezeichnungen auf Fig. **B**: *Hod LG* Hoden von lymphadenoidem Gewebe bedeckt, *N* Niere, ebenfalls von Lymphgewebe bedeckt. Hoden und Niere sind dabei in situ, d. h. vom Bauchfell bedeckt zu denken. Linkerseits ist dieses entfernt, so dass man den Hoden (*Hod*) als langgestreckte, feingelappte Masse, von dem lymphadenoiden Gewebe (*LG*) umgeben, zu Gesicht bekommt. Innerhalb der Hodenläppchen zieht der Ausführungsgang zur Kloake herab, wird bei *Hod G* als sogenannte „blasige Partie" frei, fliesst weiterhin

Digitized by Google

mit seinem Gegenstück in der Mittellinie zusammen und mündet auf der Papilla urogenitalis. *Ost* Ostium abdominale des Müller'schen Ganges *MG*. *Per* Abgeschnittenes Peritoneum. Gemeinschaftliche Bezeichnungen: *ANG* Mündungen der Nierenausführungsgänge in der Kloake (*Cl*), *lg* lymphadenoides Gewebe in der Umgebung der Niere (N^1), *Ly* dasselbe Gewebe zwischen den Nieren. *NG* Nierenausführungsgänge, *Pap* Papille in der Kloake, *Poab* Pori abdominales, *Rc* Rektum, *RD* Rektaldrüse oder Kloaken-Coecum. Gefässe: *Cp* Vena cava posterior, durch Queranastomosen (*ans*) mit der Vena cardinalis (*Vcard*) verbunden. Letztere nimmt rechterseits auf Fig. B das Blut der Geschlechtsdrüse auf.

Scomber scomber und Clupea harengus, leiten zu den gewöhnlichen Verhältnissen hinüber.

Unter den **Ganoiden** folgt der weibliche Lepidosteus dem uns bei den Teleostiern soeben bekannt gewordenen Verhalten.

Bei Amia und den Sturionen öffnet sich der Ovidukt mit weiter Trichteröffnung in das Coelom, wahrscheinlich aber — und dies gilt für alle Ganoiden — handelt es sich auch hier um keinen Müller'schen Gang, sondern um Verhältnisse, die sich nahe an diejenigen der Teleostier anschliessen.

Die Eier der Ganoiden erreichen keine bedeutende Grösse, werden aber in grossen Mengen produziert. Im übrigen bedürfen die morphologischen und genetischen Verhältnisse der weiblichen Ganoiden noch einer genaueren Untersuchung.

Was das männliche Geschlecht betrifft, so senkt sich bei Acipenser, Lepidosteus und Amia ein vom Hoden ausgehendes, quer gerichtetes Kanalsystem (Vasa efferentia) in einen in der Körperlängsachse verlaufenden Gang ein, und von diesem aus mündet eine zweite Serie von Querkanälen in die Niere (Urniere), bezw. in die Malpighi'schen Kapseln[1]) derselben, so dass der Ausführungsgang als Harnsamenleiter fungiert und hierdurch an Selachier und Amphibien erinnert (Fig. 384).

Als Repräsentanten der Ovidukte des Weibchens gelten beim Männchen kurze Peritonealtrichter, welche sich in die Nierengänge hinein öffnen.

Beim männlichen Lepidosteus, welcher im übrigen viele Ähnlichkeit mit Acipenser zeigt, fehlen jene Andeutungen der Ovidukte gänzlich; dagegen erfahren hier die Harnsamenleiter vor ihrer Ausmündung in den Urogenitalsinus eine blasenartige Erweiterung (Fig. 383).

Bei den **Dipnoërn** liegen die langgestreckten, von Fett- und lymphadenoidem Gewebe umhüllten Geschlechtsdrüsen an die laterale Seite der Nieren enge angeheftet. Im geschlechtsreifen Zustande nehmen sie so an Umfang zu, dass sie den Darmkanal ventralwärts umschliessen. Die einzelnen Gruppen sollen gesondert betrachtet werden.

1. Lepidosiren.

Der leicht geschlängelte, zylindrische, spermaproduzierende Abschnitt des Hodens liegt, in eine Fettfalte eingeschlossen, ventral von der tiefschwarzen Urniere. Sein Vorder- und Hinterende ist abge-

[1]) Bei Amia erfolgt die Einmündung je in einen unterhalb einer Malpighi'schen Kapsel gelegenen Kanalabschnitt, oder auch direkt in den Mesonephros-Gang.

Digitized by Google

rundet, und von letzterem erstreckt sich eine abgeplattete röhrenartige Verlängerung nach hinten, um unter Konvergenz mit ihrem Gegenstück und in eine bindegewebige Scheide eingeschlossen auf der Papilla uro-genitalis an der dorsalen Kloakenwand auszumünden. Dieser hintere, schmälere, bisher als „Vas deferens" beschriebene Abschnitt ist viel kürzer als der vordere und wird als „blasige Partie" des Hodens dem vorderen, spermabildenden Abschnitt gegenübergestellt. Letzterer besteht aus zahlreichen, rundlichen, mit Auftreibungen versehenen Massen, welche, etwas radiär angeordnet, in den in der Längsrichtung verlaufenden Sammelgang einmünden. Dieser Gang setzt sich kaudalwärts in die „blasige Hodenpartie" fort. Das erste Viertel der letzteren stellt eine einfache Röhre mit glatter Wand dar, im weiteren Verlauf aber kommt es zu einem Zerfall der Kanalwand, bezw. des Lumens, in mehrere Partien, bis schliesslich ein unregelmässiges, schwammartiges Gefüge mit hohlen Bälkchen resultiert, welches mit dem centralen Kanal-Lumen in Verbindung steht. Im Bereich des hinteren Nierenendes ist dieses Hodennetzwerk komplett in die Nierensubstanz eingebettet und zur Zeit der Fortpflanzung mit Spermatosomen so dicht erfüllt, dass es zu starken Auftreibungen einzelner Kanalpartien kommt. Von Stelle zu Stelle gehen nach vorwärts-dorsalwärts jederseits 5—6 schief gerichtete Vasa efferentia ab, welche nach kurzem Verlauf mit einer Gruppe von Malpighi'schen Körpern in Verbindung treten, in einzelne Zweige zerfallen und sich mittelst dieser in die Malpighi'schen Kapseln öffnen. Manche Zweige der Vasa efferentia scheinen blind zu endigen, jedoch besteht hierüber keine Sicherheit.

Die oben geschilderten Verbindungen der Niere mit dem Hoden sind auf den hinteren Abschnitt der „blasigen Partie" des letzteren beschränkt, und stets entspricht hier ihre segmentale Anordnung derjenigen der Harnsammelkanäle, welche zum Urnierengang ziehen, um in diesen schliesslich die Spermatosomen zu entleeren. Diese ganze Einrichtung ist also zweifellos in dem Sinne zu deuten, dass sich der hinterste Abschnitt der Niere im Sinne eines Nebenhodens, d. h. als Geschlechtsniere, von der übrigen Niere (Mesonephros) zu differenzieren beginnt.

Was den Müller'schen Gang anbelangt, so waren Spuren von ihm bei einem zweijährigen Männchen deutlich vorhanden. Bei erwachsenen Exemplaren erhält sich nur das vorderste, trichterartige Ende (Ostium abdominale) (Graham Kerr).

2. Protopterus (Fig. 385).

Der vordere, samenbereitende Hodenabschnitt ist hier auf Grund seiner bedeutenderen ampullaren Auftreibungen im Querdurchmesser bedeutend grösser als bei Lepidosiren.

Die hintere, blasige Partie ist viel kürzer und fliesst kaudalwärts mit ihrem Gegenstück zusammen, während bei Lepidosiren beide Hälften getrennt bleiben. Im übrigen verhält sich alles wie bei Lepidosiren, allein die Differenzierung der Geschlechtsniere, d. h. des Nebenhodens, ist bei Protopterus eine viel vollständigere, mit anderen Worten: die Verbindung des Hodenlumens mit der Niere ist auf das hinterste Hodenende beschränkt, und es existiert jeder-

Digitized by Google

seits nur ein Vas efferens (Fig. 384, D). In den samenführenden Hohlräumen ist bei Protopterus nirgends ein Glomerulus nachzuweisen, und alles weist darauf hin, dass die Glomeruli, wie z. B. bei Rana fusca, in den Malpighi'schen Kapseln, welche mit dem Hoden in Verbindung stehen, einen Schwund erfahren haben.

Die Müller'schen Gänge persistieren bei erwachsenen Männchen sowohl mit ihrem vorderen Ende als auch mit ihrem hinteren Abschnitt, welch letzterer kaudalwärts mit seinem Gegenstück zusammenfliesst, um dann an der Urogenitalpapille blind zu endigen (Graham Kerr).

3. Ceratodus.

Bei Ceratodus ist bis dato über die männlichen Geschlechtsorgane noch nichts Genaueres bekannt, doch ist anzunehmen, dass die betreffenden Verhältnisse mit denjenigen der übrigen Dipnoër übereinstimmen.

Auf Grund obiger Erfahrungen steht jetzt fest, dass Beziehungen zwischen der männlichen Geschlechtsdrüse und der Niere nicht nur bei Selachiern, Ganoiden (Lepidosteus, Acipenser, Amia), den Amphibien und Amnioten, sondern auch bei Dipnoërn existieren.

Jene Verbindung hat also als ein uraltes, charakteristisches Merkmal für alle Vertebraten zu gelten, so dass die Annahme gewiss nahe liegt, dass der negative Befund bei Crossopterygiern[1]) und Teleostiern als eine sekundäre Erwerbung zu deuten ist. So kann man also Graham Kerr nur zustimmen, wenn er verallgemeinernd sagt: „Der ursprünglich eine langgestreckte Form besitzende Hoden erfuhr eine Teilung in zwei Regionen: eine vordere, samenbereitende und eine hintere Portion, welche letztere die Samenproduktion aufgab, eine einfachere Struktur annahm und mit ihren stark erweiterten Hohlräumen nur mehr als eine Vesicula seminalis und als ein Ausführungsgang für die Geschlechtsprodukte fungierte. Das Netzwerk des Hodens verschwand vollständig in der vorderen samenproduzierenden Portion, während die hintere Partie ihre Verbindung mit dem Harnapparat fast bis zu ihrem hinteren Ende aufrecht erhielt" (Fig. 384 **A—E**).

Bei der grösseren Zahl der **Selachier** sind die weit vorne im Coelom liegenden Ovarien in der Regel paarig[2]), und die Ovidukte,

---

[1]) Das Verhalten von Polypterus lässt sich leicht auf dasjenige von Protopterus zurückführen, allwo sich, wie oben bemerkt, der Hoden fast schon ganz von der Niere emanzipiert hat. Bei Polypterus senkt sich der Hodenausführungsgang selbst, ohne weitere komplizierte Kanalbildungen, mit seinem kaudalen Ende in den Nierengang ein, und darin zeigen sich die früheren Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüse und Niere immerhin noch erhalten (Fig. 384, E). An Polypterus lassen sich die Teleostier anschliessen (vergl. Jungersen).

[2]) Auch bei gewissen Rochen-Spezies (Trygoniden und Myliobatiden) kommt, und zwar infolge der ganz enormen Ausdehnung des Klappendarmes, häufig, bei einigen Spezies sogar konstant, nur ein einziger Eierstock (der linke) zur Ausbildung, ja auch im ganzen übrigen, weiblichen Genitaltractus tritt hier eine Asymmetrie viel deutlicher hervor, als bei Squaliden. Zur vollen Ausbildung kommt der Genitaltractus nur auf jener Seite, wo auch der Eierstock gefunden wird. Die beiden Ostia tubarum sind nicht verwachsen, sondern bleiben, im Gegensatz zu den Squaliden, getrennt.

Digitized by Google

welche als Müller'sche Gänge zu deuten sind, zeigen sich von ihnen stets getrennt. Sie beginnen ebenfalls weit vorne in der Rumpfhöhle, unmittelbar hinter dem Herzen, und zwar mit einem gemeinsamen Ostium abdominale. Der vordere, die sogenannte Schalendrüse einschliessende Abschnitt, ist stets schlanker und enger als der hintere, welch letzterer sich zu einer Art von Uterus

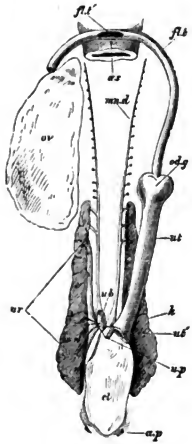


Fig. 386.

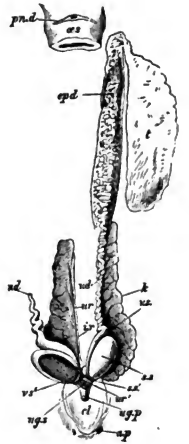


Fig. 387.

Fig. 386 und 387. Weiblicher und männlicher Urogenital-Apparat von Raja batis. × 1/3. Nach T. J. Parker. *a.p* Porus abdominalis, *cl* Kloake, *apd* linker Nebenhoden (der rechte ist entfernt), *fl.t* vorderer Abschnitt des Ovidiktes (Müller'scher Gang), *fl.t*¹ gemeinsames Ostium abdominale der beiden Ovidukte, *i.r* Interrenalorgan (Teil der Nebenniere, *k* Niere (Urniere), *mn.d* Wolff'scher Gang, *od.g* Schalendrüse, *oes* Ösophagus, *ov* rechtes Ovarium (das linke ist entfernt), *pn.d* Rest des vorderen Abschnittes vom Müller'schen Gange, *s.s* Samensack, *s.s*¹ seine Öffnung in den Urogenitalsinus, *t* linker Hoden (der rechte ist entfernt), *u.b* aufgetriebenes Ende des Wolff'schen Ganges, *ug.p* Urogenitalpapille, *ug.s* Urogenitalsinus, *u.p* Harnpapille, *ur* Nierengänge, *ur'* Öffnung derselben in den Urogenitalsinus, *ut* Portio uterina des linken Ovidukts (das Organ der rechten Seite ist entfernt), *ut'* ihre Einmündung in die Kloake, *v.d* Ductus (Vas) deferens, *v.s* Vesicula seminalis, *v.s*¹ ihre Öffnung in den Samensack.

ausdehnt, in welchem sich bei den viviparen Haien der Embryo entwickelt. An seinem Hinterende fliesst er mit demjenigen der anderen Seite zu einem unpaaren Kanal zusammen, und dieser mündet etwas hinter der Öffnung der Ureteren in die Kloake aus.

Jene Schalendrüse liefert einen das Ei umhüllenden, zu einer festen, hornartigen Masse erstarrenden Stoff. Am stärksten entwickelt ist sie bei den eierlegenden Selachiern, d. h. unter den Haien

Digitized by Google

bei den Scyllii, unter den Rochen bei den Rajidae, und ebenso bei Chimaera; am schwächsten ist sie bei den viviparen Haien. Meist ist die Hornkapsel länglich-viereckig und an den vier Winkeln zu spiralig gewundenen Schnüren ausgezogen [1]).

Der stets paarige, symmetrisch angeordnete Hoden der Selachier liegt, in dem Mesorchium aufgehängt, im vordersten Teile der Bauchhöhle, dorsalwärts von der Leber. Er besteht aus zahlreichen Blasen oder Kapseln, in welchen die Spermatosomen entstehen. Zwischen den Organen beider Seiten kann es zum teilweisen Zusammenfluss kommen.

Die quergerichteten Ductuli efferentes (Vasa efferentia) verbinden sich mit den auswachsenden, vordersten Urnieren- (Nebenhoden) Kanälchen und ordnen sich zu einem Längskanal, aus dem wieder ein den Ductuli efferentes an Zahl gleiches Querkanalsystem entspringt. Letzteres öffnet sich, wie schon bei der Niere näher geschildert wurde, in den Wolff'schen Gang, der somit als Samenleiter (Vas deferens) fungiert. Eine aufgetriebene Stelle an dessen kaudalem Ende wird als Vesicula seminalis bezeichnet, und an der Stelle, wo er sich in den Urogenitalsinus einsenkt, erzeugt er eine nach vorne (kopfwärts) blind endigende Aussackung, den sogen. Samensack, der sich auf einer Papille in die Kloake öffnet (vergl. Fig. 387).

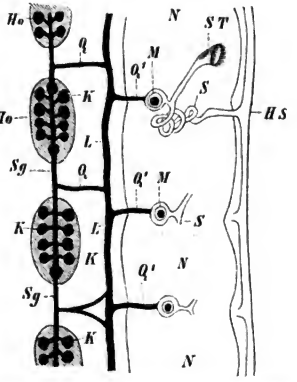


Fig. 388. Schematische Darstellung eines Abschnittes des männlichen Geschlechtsapparates der Gymnophionen. *Ho, Ho* Hoden, *HS* Harnsamenleiter, *K, K* Hodenkapseln, *M, M* Corpuscula renis (Malpighi'sche Körperchen, *N, N* Niere, *Q, Q* austretende Querkanäle, welche sich in den Längskanal *L, L* einsenken, Q^1, Q^1 zweite Serie von Querkanälen, *S* Schleifenkanäle, *Sg* Sammelgang der Hoden, *ST* Segmentaltrichter.

Was den Müller'schen Gang der männlichen Haifische betrifft, so macht er einen sehr rudimentären Eindruck. Sein Lumen ist eng, und oft unterbrochen [2]).

[1]) Bei manchen Selachiern bilden sich sogenannte polyembryonale Eikapseln, d. h. in diesen Fällen umschliesst eine gemeinschaftliche, hornartige Hülle mehrere Eier, beziehungsweise Embryonen (Trygon pastinaca, Trygonorhina fasciata, Rhinobates vincentianus, Acanthias vulgaris u. a.).

[2]) Die einst von Turner für Laemargus gemachten Angaben, dass hier die Geschlechtsgänge fehlen und die Geschlechtsprodukte durch die Pori abdominales entleert werden sollen, sind von dem Autor selbst (Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XII und XIX) später für irrtümlich erklärt worden. Somit ist jener Modus der Entleerung der Geschlechtsprodukte durch die Pori abdominales unter allen Cranioten nur für die Cyklostomen zu reservieren.

Digitized by Google

Amphibien.

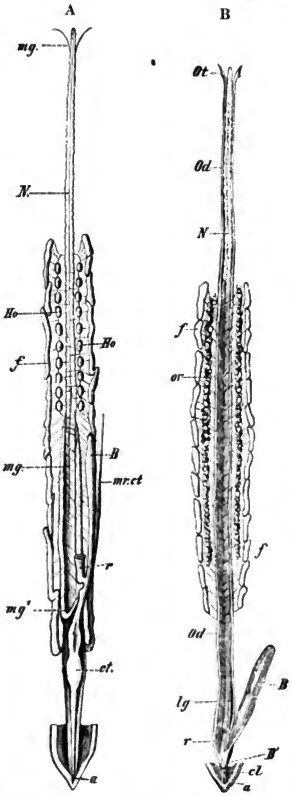


Fig. 389. Das männliche (A) und weibliche (B) Urogenitalsystem von Epicrium glutinosum. Nach J. W. Spengel. *B, B* Harnblase, *ct, cl* Kloake, die sich bei *a* nach aussen öffnet, *f f* Fettkörper, *Ho* Hoden, *lg* Leydig'scher Gang, *mg, mg'* der Müller'sche Gang des Männchens, welchem beim Weibchen der Ovidukt *Od* entspricht, *mr.ct* Musculus retractor cloacae, *NN* Niere, *Ot* Ostium tubae, *ov* Ovarium, r Rektum.

Bei allen Amphibien zeigen die, in der Regel die Längenmitte der Leibeshöhle einnehmenden, rechts und links von der Wirbelsäule liegenden Geschlechtsdrüsen eine paarige, symmetrische Anordnung und richten sich in ihrer Gestaltung im allgemeinen nach der äusseren Körperform. So stellen die Ovarien der Gymnophionen (Fig. 374, 389 B) lange, schmale Bänder, und die Hoden derselben eine lange Kette kleiner, durch einen Sammelgang perlschnurartig aufgereihter Einzelstückchen dar. Jedes Hodenstück besteht aus einer Reihe kugeliger Kapseln (Fig. 388 *K*), welche den Samen bereiten und ihn in den durchziehenden Sammelgang ergiessen. Aus dem zwischen je zwei Hodenstückchen frei zutage liegenden Abschnitte des Sammelganges entspringt ein Querkanälchen (*Q*) gegen die Niere (*N N*) herüber und senkt sich in den dort verlaufenden Längskanal (*L L*) ein. Dieser endlich führt den Samen durch ein zweites System von Querkanälen (Q^1 Q^1) zu den Corpuscula renis (Malpighii), und von hier aus gelangt er weiter durch das Kanalsystem der Niere hindurch in den Harnsamenleiter (*HS*). Mit diesem Verhalten, das ich oben im Kapitel über das Harnsystem bereits geschildert habe, stimmt auch der männliche Geschlechtsapparat aller Urodelen (Fig. 390 **A** *Ho*) und gewisser Anuren (Bufonen) prinzipiell überein. Dabei unterliegt aber der Hoden in seiner äusseren

Digitized by Google

Konfiguration den allermannigfaltigsten Schwankungen, ist entweder oval, an einem Ende zugespitzt, spindelförmig (Fig. 390 A *Ho*) (Urodelen), oder mehr rundlich (Anuren) (Fig. 376 *Ho*).

Bei Rana temporaria (Sp. fusca) nimmt das Sperma vom Hoden aus seinen Weg durch die Ductuli efferentes zu einem am medialen Nierenrand verlaufenden Längskanal und strömt dann

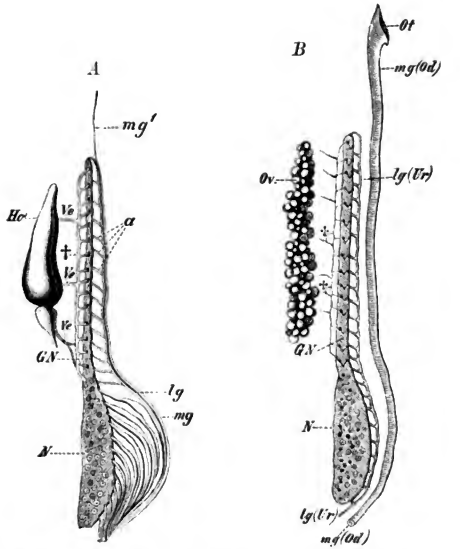


Fig. 390. Schema des Urogenitalsystems eines männlichen (A) und eines weiblichen (B) Urodelen, mit Zugrundelegung eines Präparates von Triton taeniatus. Nach J. W. Spengel. *a* Ausführungsgänge der Harnkanälchen, welche sich in den sogen. Leydig'schen Gang *lg*, *lg* (Harnsamenleiter) einsenken; letzterer fungiert beim Weibchen (Fig. B bei *lg*) einzig und allein als Harnleiter (*Ur*). Das System der Ductuli efferentes testis (Vasa efferentia) und ihres Sammelganges (*lg*) wird hier abortiv. *GN* Geschlechtsniere (Nebenhoden des Männchens), *Ho* Hoden, *mg*, *mg*¹ (*Od*) Müller'scher Gang, *N* eigentliche oder sogenannte Beckenniere, *Ot* Ostium des Müller'schen Ganges (Ostium tubae) beim Weibchen, *Vc*, *Ve* Ductuli efferentes testis (Vasa efferentia), welche sich in einen Sammelgang † vereinigen.

durch die sogenannten Ampullen, d. h. durch die ihres Glomerulus verlustig gegangenen Malpighi'schen Kapseln, sowie durch die Querkanäle zum Ureter. Ganz anders verhält es sich bei Rana esculenta, doch muss bezüglich der genaueren Details auf die Arbeiten von Nussbaum und Reissner verwiesen werden.

Digitized by Google

Auch bei Bombinator und Alytes emanzipieren sich die Ductuli efferentes des Hodens mehr und mehr von dem Harnsystem, d. h. sie senken sich, ohne sich mit den Harnkanälchen zu verbinden, entweder direkt in den Harnleiter ein, oder endigen der grösseren Mehrzahl nach blind, während sich nur die vordersten mit dem Harnleiter in direkte Verbindung setzen (Bombinator). Bei Alytes endlich münden die Ductuli efferentes am vorderen Nierenende in den Müller'schen Gang, ein in der Tierreihe ganz ungewöhnliches Verhalten[1]). (Eine Nachprüfung erscheint geboten.) In den Müller'schen Gang, der also hier als Vas deferens fungiert, mündet der am hinteren Nierenende auftretende Harnleiter, und somit kann erst nach der Vereinigung beider Gänge von einem Harnsamenleiter die Rede sein.

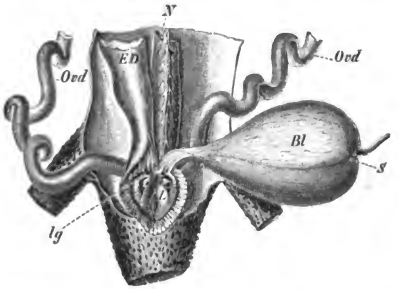


Fig. 391. Kloake einer weiblichen Salamandrina perspic., aufgeschnitten. *ED* und *Bl* Enddarm und Harnblase, beide an ihrer Einmündungsstelle in die Kloake aufgeschnitten. *lg* Ausmündung der Leydig'schen Gänge (Harnleiter), *N* Nieren, *Ovd*, *Ovd* Ovidukte, welche auf zwei Papillen münden. Links von der Schleimhautfalte *L* die Genitalpapille, *S* Blasenfurche.

Bei allen übrigen Amphibien sind zwar im männlichen Geschlecht die Müller'schen Gänge stets vorhanden, aber nur in mehr oder weniger rudimentärer Form. Sie laufen nahe dem lateralen Nierenrand gerade so weit wie die entsprechenden Organe beim Weibchen. Ein Lumen kann vorhanden sein oder fehlen, und dasselbe gilt für ihre Kommunikation mit der Bauch- und Kloakenhöhle.

Der vordere Abschnitt der männlichen Geschlechtsdrüse unserer einheimischen und auch mancher exotischer Kröten (Gattung Bufo) wird von einem Körper gebildet, der aus grossen, in allen Beziehungen den jüngeren Eiern des Weibchens gleichenden Elementen zusammengesetzt ist und der deshalb von verschiedenen Autoren als ein „rudimentäres Ovarium" gedeutet worden ist. Nun trifft man aber jene, einer Reifung absolut unfähigen Eier (Bidder'sches

[1]) Vergl. übrigens den von Constantinesco beschriebenen Fall von einem männlichen Triton taeniatus, wo der wie ein Ovidukt erweiterte Müller'sche Gang als Samenleiter fungierte.

Digitized by Google

Organ, Spengel) auch am vorderen Ende des Ovariums der weiblichen Kröten, und es bestehen auch hier die gleichen Unterschiede von den normalen Teilen des Eierstocks, wie an dem sogenannten rudimentären Ovarium der Männchen: die „Eier" liegen in einer kompakten Masse in mehreren Schichten übereinander, und es fehlt der weite Hohlraum, der das normale Ovarium auszeichnet. — Jene Verhältnisse sind um so schwerer zu deuten, als in den Fällen, wo es bei Anuren, wie z. B. bei Pelobates, Bufo, Rana temporaria und R. viridis, zu einer unverkennbaren Zwitterdrüse, d. h. zur Einbettung von bis zu normaler Grösse sich entwickelnden Eiern in die Substanz des Hodens der einen Seite kommt, dies, wie soeben angedeutet, stets auf Kosten der funktionierenden Geschlechtsdrüse geschieht.

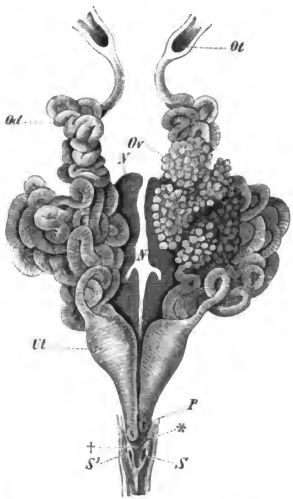


Fig. 392. Urogenitalapparat einer weiblichen Rana esculenta. *N* Niere, *Od* Ovidukt, *Ot* Ostium tubae, *Ov* Ovarium, (das Ovarium der anderen Seite ist entfernt), *P* Ausmündung des Oviduktes in die Kloake, *S*, *S*¹ Ausmündungen der Ureteren in die Kloake, welche auf zwei, durch einen tiefen Intervall (†) voneinander getrennten Längsfalten (*) liegen, *Ut* das aufgetriebene, uterusartige Hinterende des Oviduktes.

Während nun bei den oben erwähnten echten Zwitterbildungen von Pelobates und Bufo die Geschlechtsgänge in der Regel wie bei gewöhnlichen Männchen entwickelt sind, kommt es bei Rana temporaria (seltener bei R. viridis) zu einer für ein Männchen ganz ungewöhnlichen Entwickelung der Müller'schen Gänge.

Bei Urodelen (Triton taeniatus) ist bis jetzt nur ein einziger Fall von Hermaphroditismus bekannt geworden.

Die Ovarien der Urodelen[1]) sind immer nach einem und demselben Typus gebaut. Sie stellen einen ringsum geschlossenen,

[1]) Die Eier des den fusslosen Lurchen angehörigen Epicrium glutinosum sind von besonderem Interesse, da sie ganz und gar an Sauropsideneier erinnern. Sie sind oval, von auffallender Grösse (9 mm lang und ca. 3 mm breit) und besitzen einen mächtigen Dotter. In den Ovidukten werden sie von reichlichem Eiweiss umhüllt, und die zähe Umhüllungsmasse zieht sich an jedem Eipol zu Chalazen aus, wodurch die einzelnen Eier untereinander perlschnurartig verbunden werden. Sie werden in die Erde abgelegt, und zwar so, dass alle Chalazen nach der Mitte des Eiklumpens zusammengebogen werden. Um den Eiklumpen herumgeschlungen liegt die Mutter und übernimmt so, denselben gegen Feinde und Austrocknung schützend, selbst die Brutpflege. Die Befruchtung erfolgt innerlich, wie dies bei der starken Entwickelung der männlichen Be-

Digitized by Google

länglichen Schlauch mit einheitlichem Lumen dar. Im Gegensatz dazu zerfällt das Ovarium der Anuren in eine Längsreihe von (3—20) gänzlich getrennten, hohlen Taschen oder Kammern, deren Wände die Eier enthalten, und letztere hängen von der Wand aus in die Hohlräume hinein.

Trotzdem fallen die Eier in die Bauchhöhle (Gegensatz zu den Teleostiern).

Die Eileiter beginnen weit vorne in der Leibeshöhle mit freier, trichterartiger Öffnung und laufen in der Jugend, sowie ausserhalb der Fortpflanzungsperiode, ziemlich gerade gestreckt, in der Brunstzeit aber reichlich geschlängelt und gewunden (Fig. 392 *Od*) nach hinten, am lateralen Nierenrand vorbei zur Kloake. Kurz vor ihrer Ausmündung blähen sie sich häufig zu einem uterusähnlichen Körper auf und öffnen sich, nachdem sie sich zuvor wieder verjüngt haben, in der Regel getrennt auf je einer Papille in der Dorsalwand der Kloake (Fig. 392 *Ut, P*). Nur bei der Gattung Bufo und Alytes fliessen beide Oviduktenden in einen unpaaren Kanal zusammen. — Über die Receptacula seminis und die Kloakendrüsen s. später.

In dem oben erwähnten aufgetriebenen Abschnitte der Tuben fügen sich die Eier, nachdem sie zuvor von seiten der Eileiterdrüsen einen gallertigen Überzug erhalten haben, zu Ballen (Frösche) oder Schnüren (Kröten) zusammen.

Schliesslich sei noch des Fettkörpers gedacht, der bei allen Amphibien in der Nähe der Geschlechtsdrüsen vorkommt und der sich aus adenoider Substanz, Fett, Leukocyten und zahlreichen Blutgefässen aufbaut. Er entsteht aus einer Proliferation des adventitiellen Bindegewebes der unteren Hohlvene, hat also keine genetischen Beziehungen zum Urogenitalapparat.

Zu den Geschlechtsdrüsen muss er in sehr wichtigen physiologischen (ernährenden) Beziehungen stehen, denn nur so lässt es sich erklären, dass die aus langem Winterschlaf erwachenden und viele Monate lang ohne Nahrung gebliebenen Tiere sofort, d. h. häufig schon in den ersten Tagen des Frühlings, Tausende von Nachkommen zu erzeugen imstande sind.

Reptilien und Vögel.

Die das Urogenitalsystem der Anamnia und Amnioten betreffenden Unterschiede habe ich schon in der entwickelungsgeschichtlichen Einleitung hervorgehoben, so dass ich hierauf nicht mehr zurückzukommen brauche.

Bei den Sauropsiden, wie bei vielen anderen Vertebraten, richtet sich die Form der Geschlechtsdrüsen im allgemeinen nach derjenigen des Körpers. So findet man sie bei Cheloniern mehr in die Breite, bei Schlangen und schlangenähnlichen Sauriern mehr in die Länge entwickelt. Im letzteren Falle — und dies gilt auch für die Lacertilier — zeigen sie insofern ein asymmetrisches Verhalten, als sich die Organe beider Seiten aneinander gewissermassen vorbei-

gattungsapparate (vergl. diese) nicht anders zu erwarten ist, und die ganze Eifurchung verläuft im Innern des Muttertieres. Sie ist eine meroblastische und erinnert an diejenige der Reptilien und Vögel.

Digitized by Google

schieben und dadurch statt nebeneinander teilweise hintereinander zu liegen kommen.

Dadurch gewinnt jeder Eierstock einen genügenden Raum zu seiner Entfaltung, und in jenen Fällen, wo es sich um die Entwickelung sehr grosser Eier handelt, kommt es sogar zum allmählichen Schwund des Eierstockes der einen Seite, so dass z. B. bei den Vögeln nur noch der linke Eierstock zur vollen physiologischen Funktion gelangt. Mehr oder minder deutliche Reste des rechten Eierstockes und des Oviduktes finden sich bei Nachtraubvögeln, Tauben, Habichten und Papageien.

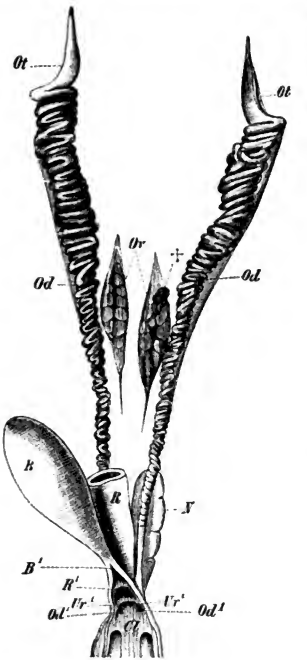


Fig. 393.

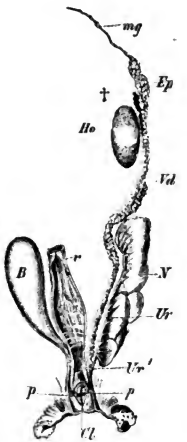


Fig. 394.

Fig. 393. Weiblicher Urogenitalapparat von Lacerta muralis. *B* Harnblase, *B*¹ ihr Hals (aufgeschlitzt), *N*, *N* Niere, *Od* Ovidukte, welche bei *Od*¹ in die Kloake münden, *Ot* Ostium tubae, *Ov* Ovarium, *R* Rektum, *R*¹ seine Einmündung in die Kloake, *Ur*¹ Ausmündung des Ureters in die Kloake *Cl*, † Rest der Urniere.

Fig. 394. Männlicher Urogenitalapparat von Anguis fragilis nach F. Leydig. *B* Harnblase, *Ep* Nebenhoden, *Ho* Hoden, *mg* Rudiment des Müller'schen Ganges, *N* Niere, *p*, *p* Ausmündung des mit dem Ureterende (*Ur*, *Ur*¹) vereinigten Vas deferens auf einer Papille der dorsalen Kloakenwand *Cl*, *r* Rektum, *Vd* Vas deferens, † der sogenannte goldgelbe Körper (Nebenniere).

Digitized by Google

Das Ovarium der Reptilien stellt einen vom Bauchfell überzogenen, fibrösen Sack dar, dessen Lumen von einem reich vaskularisierten Netz- oder Balkenwerk durchzogen wird. In den so entstehenden Lymphkammern geht die Follikelbildung vor sich.

Am Ovidukt der Chelonier unterscheidet man 1. ein trichterartig erweitertes Ostium abdominale, 2. eine Tuba, 3. eine Pars albuminifera, 4. eine eingeschnürte Stelle (Zwischenstück), 5. eine Camera calcigera (uterus) und 6. eine Pars terminalis.

Bei Sauriern und Ophidiern finden sich: 1. ein trichterartiges Ostium abdominale, 2. eine Tuba, 3. ein Uterus, in welchem die Schale gebildet wird und 4. eine Pars terminalis (Vagina).

Bei Vögeln unterscheidet man dieselben Abschnitte wie bei Cheloniern.

Die obige Einteilung basiert bei allen Sauropsiden im wesentlichen auf dem verschiedenen histologischen Verhalten der Schleimhaut in den einzelnen Abschnitten, doch treten Differenzen während der Fortpflanzungszeit ungleich schärfer hervor, als im Zustand der Ruhe oder in jugendlichen Stadien.

Bezüglich der feineren Details verweise ich auf die Arbeit von E. Giacomini.

Von der Urniere und dem Wolff'schen Gange erhalten sich bei weiblichen Reptilien in der Regel nur sehr spärliche, in fettiger Degeneration begriffene Reste von gelbbrauner Farbe. Dieselben entsprechen dem Nebenhoden des Männchens und liegen in asymmetrischer Anordnung, d. h. nur in einer Reihe zwischen Ovidukt und Wirbelsäule. Bei weiblichen Ophidiern, Cheloniern und Ascalaboten erhält sich der Wolff'sche Gang in grösserer Ausdehnung, als bei Sauriern.

Die **Hoden** der Sauropsiden stimmen in ihrer Lage mit den Ovarien überein (Fig. 393, 394) und nehmen, wie diese, zur Fortpflanzungszeit an Umfang zu.

Sie stellen kompakte, ovale, rundliche oder birnförmige Gebilde dar (Fig. 394 *Ho*) und bestehen aus einem Konvolut vielfach gewundener Samenkanälchen, die durch fibröses Gewebe zusammengehalten werden. Bei Vögeln finden sich häufig Grössenunterschiede zwischen rechts und links. Am lateralen Hodenrand liegt bei Reptilien (Lacerta, Anguis) der als Nebenniere zu deutende sogen. „goldgelbe Körper", und an derselben Stelle sieht man Querkanäle aus dem Hoden hervor- und in den Nebenhoden eintreten (Fig. 394 *Ep*).

Der Nebenhoden besteht ebenfalls aus vielfach verschlungenen Kanälchen, und aus diesen geht endlich der gerade verlaufende, oder mehr oder weniger stark gewundene Ductus (Vas) deferens hervor (Fig. 394 *Vd*) und bricht bei Vögeln mit selbständiger Öffnung in die Kloake durch. Bei Lacertiliern fliesst er kurz vor seinem Durchbruch mit dem hintersten Ende des Ureters zusammen.

Die männlichen Tuben sind in der Regel nur in Rudimenten vorhanden, stimmen aber in ihrer Lage genau mit den weiblichen überein. Ihr Lumen ist häufig von Strecke zu Strecke unterbrochen, doch kann das Ostium abdominale offen sein (Emys europaea). Nur ausnahmsweise (Lacerta viridis) erreichen die Ovidukte im

Digitized by Google

männlichen Geschlecht eine so starke Entwickelung wie beim Weibchen. In diesem Falle zeigt dann aber der Hoden, im Gegensatz zu gewissen Amphibien (s. oben), keine hermaphroditische Struktur, sondern alle Attribute einer männlichen Geschlechtsdrüse.

Wie bei Amphibien, so finden sich auch bei vielen Reptilien fettige, lymphadenoide Massen im Leibesraum, und vielleicht stehen sie auch hier in physiologischer Beziehung zu den Generationsorganen. Sehr mächtig und mannigfaltig sind sie bei vielen Echsen und liegen hier im Bereich des Beckens. Bei Schlangen erstrecken sie sich meistens durch die ganze Körperhöhle.

Nicht selten kommt bei Vögeln eine Art von Hermaphroditismus („Androgynie, Hahnenfedrigkeit") zur Beobachtung. In diesem Fall nimmt dann ein weibliches Tier Gewohnheiten (Stimme, Äusserung des Begattungstriebes etc.) des männlichen an. Hand in Hand damit gehen Strukturänderungen der Geschlechtsorgane, wie vor allem des Eierstockes, welcher keine Geschlechtszellen mehr aufweist; daneben treten aber auch Kamm-, Sporenbildungen und Gefiederfärbungen nach Art des Männchens auf. Ein wahres anatomisches Zwittertum ist bei Vögeln (Buchfink) mit Sicherheit nachgewiesen.

Säuger.

Bei Säugern erstreckt sich der Geschlechtsapparat nie mehr durch die gesamte Leibeshöhle, wie wir dies bei niederen Wirbeltiergruppen konstatieren konnten, sondern er ist auf die Lenden- und Beckengegend beschränkt. Dazu kommt, dass es sich hier, im Zusammenhang mit den innigen, früher schon erörterten Beziehungen zwischen Mutter und Frucht, um eine viel reichere Differenzierung der Geschlechtsorgane handelt, als dies bei den übrigen Wirbeltierklassen der Fall ist. Der Übergang ist jedoch kein ganz unvermittelter, insofern sich bei den niedersten Formen der Säugetiere, d. h. bei **Monotremen** und **Beuteltieren**, manche Anklänge an die Vögel und Reptilien finden.

Dahin gehören, was zunächst die **Monotremen** betrifft, der ovipare Charakter, ferner die traubige Beschaffenheit des linkerseits stärker entwickelten Ovariums[1]), die Fortdauer einer Kloake, und das gänzliche Getrenntbleiben der Müller'schen Gänge, welche bei höheren Säugern mehr oder weniger miteinander zusammenfliessen können und sich in drei Portionen differenzieren: Tuba uteri (Oviduct), Uterus und Vagina. Letztere öffnet sich nach aussen, während die Ovidukte

[1]) Die nach Bersten des Follikels in die linke Tube gelangenden Eier der Monotremen besitzen einen Durchmesser von 3—4 mm. Bei Echidna wird in der Regel jedesmal nur ein einziges Ei befruchtet und entwickelt sich weiter. Nach erfolgter Befruchtung wird das Ei von einer dünnen Keratinhülle umgeben und durchläuft seine erste Entwickelung im linken Uterus. Im rechten Uterus wurde nie ein Ei angetroffen, und auch der rechte Eierstock, wenn er auch anschwillt und zahlreiche grosse Eier produziert, scheint keine Eier durch Bersten der Follikel zu liefern. Auch bei Ornithorhynchus werden nur die Eier des linken Ovariums befruchtet, es finden sich aber in der Regel zwei Eier im linken Ovidukt. Gelege von 3 oder gar 4 Eiern sollen gefunden worden sein, müssen aber jedenfalls als Ausnahme gelten.

Digitized by Google

mittelst einer trichterartigen, häufig fransentragenden und mit Flimmerzellen besetzten Öffnung mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen.

Die Ovarien zeigen bei **Beuteltieren** in ihren verschiedenen Gruppen ein sehr verschiedenes formelles Verhalten. So trifft man

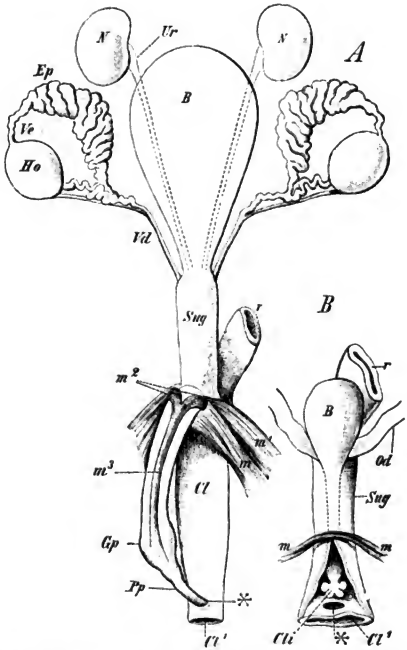


Fig. 395. **A** Männlicher Urogenitalapparat von Ornithorhynchus paradoxus. **B** Teil des weiblichen Urogenitalapparates von Echidna hystrix. *B* Harnblase, *Cl* Kloake, welche sich bei *Cl'* nach aussen öffnet, *Cli* Klitoris, *Ep* Epididymis, *Gp* Gegend der Glans penis innerhalb des fibrösen Schlauches, *Ho* Hoden, *m*—*m*³ Muskeln der Kloake und des Penis (vergl. den Text), *N* Niere, *Od* Ovidukt, *Pp* Praeputium, *r* Mastdarm, *Sug* Sinus urogenitalis, *Ur* Ureter, *Vd* Ductus deferens, *Ve* Ductus efferens, ** Öffnung, durch welche das Geschlechtsglied in den Kloakenraum eintritt.

sie bald glatt, bohnenförmig oval, bald infolge der prominierenden Follikel höckerig, traubenförmig, oder von Furchen durchzogen, wie gerunzelt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass hierbei auch verschiedene physiologische Zustände und Altersstadien eine Rolle spielen.

Digitized by Google

Bezüglich der Genese der Follikel und Eier bestehen gewisse Unterschiede von den plazentalen Säugern (vergl. van den Broek).

Was die Vereinigung, d. h. den Zusammenfluss der Müller'schen Gänge betrifft, so ist sie bei den Beutlern noch viel weniger ausgeprägt, als bei den höheren Mammalia, und da es sich dabei, wie oben schon angedeutet, um die Fortdauer phyletisch und ontogenetisch niederer Zustände handelt, so sollen die Verhältnisse der Didelphiden, welche den Monotremen am nächsten kommen, etwas eingehender beschrieben werden (Fig. 396 **A**).

Die von den Ovidukten (*Od*) durch eine Anschwellung deutlich abgesetzten, länglich ovalen Uteri (*Ut*) treten mit ihren verjüngten Hinterenden in der Mittellinie bis zu unmittelbarer Berührung zusammen. An dieser Stelle (Fig. 396 **A** †) sind sie durch ein Orificium uteri jederseits von einem weiter nach hinten liegenden Abschnitte des Müller'schen Ganges, den man als Vagina bezeichnet, mehr oder weniger deutlich abgesetzt. Die beiden Vaginae (*Vg*) verlaufen entweder gestreckt oder erzeugen eine nach oben gerichtete, henkelartige Krümmung, wenden sich dann nach hinten und senken sich in den Urogenitalsinus (*Sug*) ein. Die Ureteren (*Ur*) laufen hier, sowie bei allen übrigen Marsupialiern, bei denen eine ähnliche Anordnung der Vaginen auftritt, durch das von letzteren gebildete Tor hindurch zur Blase (*B*), liegen also medianwärts von den Vaginen[1]). Ein besonders primitives Verhalten zeigt Perameles (vergl. die Arbeit von Hill).

Von diesen Verhältnissen aus lassen sich die weiblichen Geschlechtsorgane dieser ganzen Tiergruppe leicht beurteilen. So kann man sich z. B. gut vorstellen, wie sich bei Beutlern von der Art der Phalangista vulpina und des Phascolomys Wombat (Fig. 396 **B** und **C**) die obersten Enden der knieförmig gebogenen Vaginen im Laufe der Stammesgeschichte immer enger aneinanderlegten und dann anfingen, sich gegen den Sinus urogenitalis nach abwärts zu er-

[1]) Diese eigenartige, von den höheren Säugern abweichende Lage der Ureteren zu den Geschlechtsgängen lässt sich nach Keibel folgendermassen erklären: Zunächst muss man den Gedanken, dass die Beutler eine direkte Vorahnenform der höheren Säugetiere darstellen, aufgeben und für beide Hauptgruppen vielmehr eine weiter zurückliegende, gemeinsame Stammform annehmen. Nun existiert in der menschlichen Ontogenese ein Stadium, aus dem sich sowohl die Anordnung der betreffenden Organe bei Beutlern, als auch bei den anderen Säugern ableiten lässt. Die erste Aussprossung des Ureters erfolgt dorso-medial aus dem Urnierengang und gewinnt erst sekundär seine laterale Lage zu dem Urnierengang. Bei den Beutlern nun bleibt jenes primitive Verhalten so lange bestehen, bis das untere Ende des Urnierenganges in die Blase aufgenommen ist. Der Ureter liegt jetzt medial vom Urnierengange; bei den höheren Säugern dagegen gewinnt der Ureter, bevor das untere Ende des Urnierenganges in die Blase aufgenommen wird, die laterale Seite des Ganges. So liegt dann der Ureter später sowohl lateral vom Urnierengange, als auch von dem in seiner Entwickelung so nahe an ihn angeschlossenen Müller'schen Gang.

Bei dieser Gelegenheit will ich übrigens nicht versäumen, auf die Befunde von A. J. P. van den Broek bei den Embryonen von Phalangista vulpina zu verweisen. Daraus geht hervor, dass der Wolff'sche Gang um den Müller'schen Gang eine Spirale beschreibt, welche für den in Frage stehenden, medial vom Wolff'schen Gange erfolgenden Verlauf des Ureters wohl nicht ohne Bedeutung sein kann (Fig. 397).

Ferner ist auf Grund der Tatsache, dass eben infolge jener Spiraldrehung die kaudalen Abschnitte der Wolff'schen Gänge zwischen diejenigen der Müller'schen Gänge zu liegen kommen, erklärlich, warum es bei Marsupialiern im männlichen Geschlecht nicht zur Bildung eines Uterus masculinus kommen kann. Nach Owen soll nur Hypsiprymnus hiervon eine Ausnahme machen.

Digitized by Google

strecken. Dadurch kam es zur Bildung eines stets paarig sich anlegenden Vaginalblindsackes (Sinus vaginalis, van den Broek)

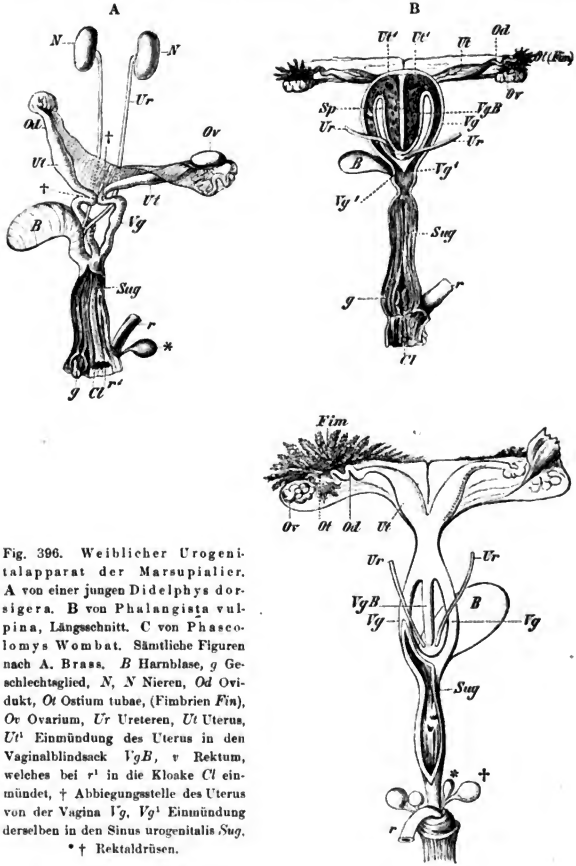


Fig. 396. Weiblicher Urogenitalapparat der Marsupialier. **A** von einer jungen Didelphys dorsigera. **B** von Phalangista vulpina, Längsschnitt. **C** von Phascolomys Wombat. Sämtliche Figuren nach A. Brass. *B* Harnblase, *g* Geschlechtsglied, *N*, *N* Nieren, *Od* Ovidukt, *Ot* Ostium tubae, (Fimbrien *Fim*), *Ov* Ovarium, *Ur* Ureteren, *Ut* Uterus, *Ut'* Einmündung des Uterus in den Vaginalblindsack *VgB*, *v* Rektum, welches bei *r'* in die Kloake *Cl* einmündet, † Abbiegungsstelle des Uterus von der Vagina *Vg*, *Vg'* Einmündung derselben in den Sinus urogenitalis *Sug*, * † Rektaldrüsen.

(Fig. 396, **B**, **C** *Vg B*), der bei weiterer Längenentwickelung schliesslich auf die obere Wand des Sinus urogenitalis treffen und jene (—

Digitized by Google

unter Erzeugung einer sogenannten dritten Vagina —) durchbrechen musste. Dieser Zustand ist bei Macropus Benetti und Billardieri erreicht[1]).

Bezüglich des Verhaltens der Serosa zu den inneren Geschlechtsorganen der weiblichen Marsupialier, sowie der Ovarialtasche verweise ich auf die Arbeit von van den Broek.

Was nun die über den Marsupialiern stehenden monodelphen Säugetiere betrifft, so kommt es bei der weitaus grösseren Mehrzahl der Fälle an der Grenze des ersten und des zweiten Drittteiles der Müller'schen Gänge in der Embryonalzeit

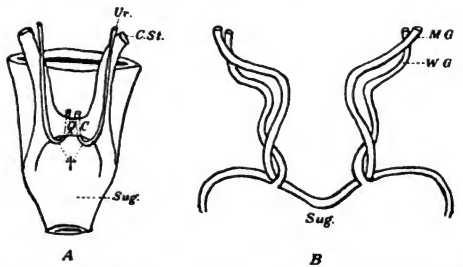


Fig. 397. A Schema der Geschlechtsstränge und der Ureteren von Phalangista vulpina, von der Dorsalseite. B Schema des Verlaufes vom Wolff'schen und Müller'schen Gang bei Phalangista vulpina. Nach A. J. P. van den Broek. *C.St.* Geschlechtsstrang (Wolff'scher und Müller'scher Gang), *M G* Müller'scher Gang, *Q C* Querkommissur, welche die Geschlechtsstränge durch ihren Zusammenfluss erzeugen, *Sug* Sinus urogenitalis, *Ur* Ureteren, welche die Querkommissur bei † in kaudo-kranialer Richtung hackenartig umgreifen, um in den Fundus vesicae urin. einzumünden, *W G* Wolff'scher Gang.

zu einer Verschmelzung derselben. Von dieser Stelle aus nimmt dann jener Prozess seinen weiteren Fortgang, so dass, je nach dem verschiedenen Grade der Verschmelzung, daraus die allerverschiedensten Formen des Uterus, wie dies auf Fig. 398 A—D dargestellt ist, resultieren können. Man spricht von einem Uterus duplex, bicornis, bipartitus und simplex[2]). Die Primaten besitzen einen Uterus simplex, und in diesem Falle prägt sich die ursprünglich paarige Anlage der Müller-

[1]) Bei Halmaturus Benetti erfolgt die Geburt durch die ihre paarige Anlage durch ein mehr oder weniger ausgebildetes Septum noch dokumentierende dritte Vagina, welche an ihrem Fundus vor der Geburt noch geschlossen, nach derselben aber geöffnet ist. Wie sich die übrigen Marsupialier bezüglich dieses Punktes verhalten, ist noch nicht genauer bekannt. Bei Didelphys Azarae dagegen geschieht die Befruchtung wie die Geburt nur durch die seitlichen Vaginen, und dieses Verhalten gilt wohl für die Mehrzahl der Beutler.

[2]) Auf Grund dieser Tatsachen fallen die beim Menschen hier und da vorkommenden „Missbildungen" der weiblichen Geschlechtswege unter den Begriff von Hemmungsbildungen, resp. von Rückschlägen.

Digitized by Google

schen Gänge nur noch in den Oviduk ten aus, welch letztere eine sehr verschiedene Form und Länge bezitzen können[1]).

Der Urogenitalkanal wird zuweilen auch bei plazentalen Säugern, wie bei Marsupialiern, sehr lang getroffen (bei Nagern z. B.) und kann an seiner Mündung in die Scheide mit einer

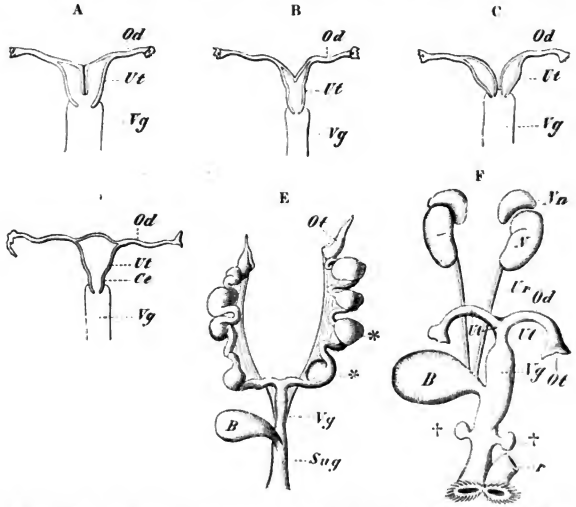


Fig. 398. Verschiedene Uterusformen. **A, B, C, D** Vier Schemata für die verschiedenen Grade der Verschmelzung der Müller'schen Gänge. **A** Uterus bicornis, **B** Uterus duplex, **C** Uterus bipartitus, **D** Uterus simplex, **E** weiblicher Urogenitalapparat einer Mustelina mit Embryonen (**) im Uterus, **F** vom Igel. *B* Harnblase, *Ce* Cervix uteri, *N, Nn* Nieren und Nebennieren, *Od* Oviducte, *Ot* Ostium tuba, *r* Rektum, *Sug* Sinus urogenitalis, *Ut* Uterus, *Ur* Ureteren, *Vg* Vagina, †† accessorische Geschlechtsdrüsen.

mannigfach gestalteten Schleimhautfalte versehen sein, die man als Hymen bezeichnet. Dieselbe entspricht in topographischer Beziehung beim männlichen Geschlecht der in das Harnröhrenlumen prominierenden Ausmündungsstelle der Vesicula prostatica

[1]) Bei den Tuben mit zuweilen vorkommenden mehrfachen abdominalen, oft auch mit Fimbrien besetzten Ostien handelt es sich offenbar insofern um eine Bildungshemmung, als nur ein partieller Abschluss der von der Coelomwand aus sich entwickelnden, ursprünglich rinnenförmigen Anlage des Müller'schen Ganges erfolgt. Vergl. übrigens auch die schon in der Einleitung zu den Geschlechtsorganen behandelten genetischen Beziehungen der Müller'schen Gänge zur Vorniere. Schwieriger sind die Fälle zu erklären, wo es sich um „Nebeneileiter", d. h. um röhrenförmige Abzweigungen vom Tubenkanal handelt, an deren Ostium abdominale, wie an der eigentlichen Tube, ein Fimbrienbesatz bestehen kann.

Digitized by Google

(Uterus masculinus), bezw. der Prostata-Drüsen, d. h. dem Colliculus seminalis (Caput gallinaginis) der menschlichen Anatomie (s. später). Über das eigentliche Wesen und die Bedeutung des Hymen herrscht noch tiefes Dunkel.

Im Bereich der ventralen (vorderen) Wand des Urogenitalkanals liegt der Kitzler oder die Klitoris, das weibliche Geschlechtsglied.

Im männlichen und im weiblichen Geschlecht bezeichnet man, wie oben schon erwähnt, den Raum zwischen der Urogenital- und Darmöffnung (Anus) als Mittelfleisch oder Perineum.

Die Ovarien der Monodelphen sind meistens klein, rundlich oder oval, an ihrer Oberfläche glatt, höckerig oder gefurcht. Die Stelle, wo die Gefässe und Nerven eintreten, besitzt keinen Bauchfellüberzug und wird als Hilus bezeichnet.

Bezüglich des feineren histologischen Verhaltens der Ovarien, resp. der Eibildung, verweise ich auf das früher Mitgeteilte.

Was die Lageverhältnisse des Ovariums zum Bauchfell betrifft, so bestehen bei den Säugetieren zahlreiche Unterschiede. Von einer einfachen Anlagerung an das Peritoneum oder einer nur sehr wenig tiefen Einsenkung in dasselbe (Kaninchen, Katze z. B.) bis zu einer vollständigen, das Ovarium einschliessenden Sackbildung existieren alle Zwischenstufen. Im letzteren Fall, der z. B. für die Muriden gilt, ist der Ovarialsack vom Coelom vollständig abgekapselt und steht nur durch das Ostium tubae mit dem Uterus in Verbindung. So erscheint die Überleitung in die Tuben gesicherter, als in den anderen Fällen, wo es sich in der Regel um eine weite Verbindung des peritonealen Ovarialsackes mit dem Cavum peritonei handelt. Der Grund für jene Einrichtung ist aber nicht klar, da es sich gerade bei Mäusen und Ratten um Tiere handelt, welche exzessiv fruchtbar sind, so dass eigentlich keine Ursache für die Bildung jener Sicherheitseinrichtung vorliegt.

In der Nachbarschaft der Ovarien, der Ovidukte und des Uterus liegen die unter dem Namen des Epoophoron bekannten Reste der Urniere. Es handelt sich gewöhnlich um kleine, blind geschlossene, netzbildende Schläuche, die durch einen Sammelgang unter sich in Verbindung stehen. Falls der damit in Zusammenhang stehende und in den Sinus urogenitalis, bezw. zwischen Orificium urethrae und Introitus vaginae einmündende Urnieren- oder Wolff'sche Gang bei weiblichen Tieren persistiert, so spricht man, wie oben schon erwähnt, vom Gartner'schen Gang.

Es ist vielleicht hier der passendste Ort, um des bereits im Kapitel über das Integument erwähnten Marsupiums noch einmal zu gedenken [1]). Das Marsupium ist bekanntlich dazu bestimmt, das noch im Ei liegende (Monotremen) oder in gänzlich unreifem Zustand (Marsupialier) zur Welt kommende Junge aufzunehmen und so während der Laktation einen längeren Konnex zwischen Mutter und Frucht zu vermitteln.

[1]) Auch bei männlichen Beutlern, welche ein gewisses jugendliches Alter nicht überschritten haben, finden sich Rudimente der Beutelfalten (Acrobata pygmaea, Dasyurus viverrinus, Belideus breviceps, Perameles, Didelphys). Thylacinus zeigt im männlichen Geschlecht nichts Derartiges, beim Weibchen bleiben die Falten rudimentär.

Digitized by Google

Je nach verschiedener Lebensweise des Tieres (kletternd, aufrecht stehend etc.) ist die durch einen Bauchhautmuskel (Sphincter marsupii) verschliessbare Öffnung des Beutels nach vorne oder nach hinten gerichtet[1]). (Vergl. das Kapitel über die Muskulatur.)

Der die Zitze des Muttertieres fassende Saugmund der Marsupialier ist, wie bereits erwähnt, eine sekundäre Bildung; er entsteht erst nach, vielleicht hier und da auch schon vor der Geburt durch eine teilweise Verwachsung des Epithels beider Lippenränder. Es handelt sich also dabei um einen Vorgang, der in gewisser Beziehung an den während des Embryonallebens stattfindenden Verschluss der Augenlider der Säugetiere erinnert. Später, wahrscheinlich unter dem Einfluss der sich ausbildenden Kaumuskeln und Mundbewegungen, lösen sich die Lippen wieder, und es bildet sich der definitive Mund aus, welcher sich wieder der Gestalt des embryonalen Mundes nähert, bevor ein Saugmund gebildet war. Letzterer erscheint demnach nur als eine temporäre Anpassungserscheinung[2]).

Der aus dem Leistenkanal der weiblichen Marsupialier hervortretende, dem männlichen Cremaster entsprechende Muskel (Teil des Transversus abdominis) strahlt jederseits kegelartig auf dem Milchdrüsenkörper aus, wobei er, sehnig werdend und in der Mittellinie mit Teilen des anderseitigen Muskels zusammentreffend, an allen Punkten der Glandula lactifera angreift. Seine Funktion als Compressor mammae kann keinem Zweifel unterliegen. Bei seiner Wirkung (— denn seiner Verlaufsrichtung nach ist er auch ein Retraktor —) wird das Mammarorgan gegen den Beutelknochen, das Epipubis, als an einen festen Stützpunkt gedrängt und so die Entleerung der Milch noch befördert werden. (Auch bei den Cetaceen, wo die Jungen keine Saugbewegungen machen können, handelt es sich um einen M. compressor mammae. Vergleiche das Kapitel über das Haut- und das Muskelsystem).

Was die **männlichen Geschlechtsorgane** der Säuger betrifft, so stimmen die Hoden bezüglich ihres locus nascendi mit den Ovarien überein. Während nun aber letztere in der weiteren Entwickelung in der Regel nur bis ins Becken herabwandern, können die Hoden eine weitere Verlagerung erfahren, welche man als Descensus testiculorum bezeichnet.

Dieser nach der mechanischen, phylogenetischen und bionomischen Seite hin schwer erklärbare Vorgang erfolgt durch Zusammenwirkung sehr verschiedener Faktoren.

---

[1]) Auch bei Prosimiern (Nycticebus, Loris) finden sich noch Reste eines Marsupialapparates (Ruge), und ebenso weisen gewisse Muskelverhältnisse bei Chiromys-Embryonen darauf zurück (M. Weber).

Bei Myrmecobius schwindet der Beutel, während der Sphincter marsupii sich erhält, ja, letzterer tritt auch noch bei Carnivoren und Artiodaktyla auf und ist hier unter dem Namen M. protractor praeputii bekannt.

[2]) Wenn man dabei noch die Persistenz der Urnieren, den unperforierten Penis, die noch sehr wenig entwickelten, meistens noch nicht in Funktion getretenen Sinnesorgane, die zum Zwecke der Befestigung an den mütterlichen Körper hervorgerufene, durchaus abweichende Entwickelungsart der Extremitäten, die nur mit sehr wenigen Lufträumen versehene Lunge etc. in Betracht zieht, so kann man sagen, dass die Beuteltiere, im Gegensatz zu allen anderen Amnioten, ein aus Anpassungsverhältnissen hervorgehendes Larvenstadium mit provisorischen Organen durchlaufen.

Digitized by Google

Ich erwähne zunächst das sogen. Ligamentum inguinale (Gubernaculum Hunteri), welches die Urniere, oder, wenn diese ihre Rolle ausgespielt hat, den Hoden als kräftigen, glatte Muskelelemente führenden Bindegewebsstrang mit der Leistengegend in Verbindung setzt. (Beim weiblichen Geschlecht tritt es mit dem Müller'schen Gang in Verbindung und wird zum Ligamentum rotundum uteri.)

An der Stelle, wo sich das in seiner ursprünglichen Bedeutung gänzlich dunkle Lig. inguinale mit der Bauchwand verbindet, erfährt ein Teil der seitlichen Bauchmuskulatur eine Einstülpung, welche man als Conus inguinalis bezeichnet. Gegen die Spitze dieses Muskelkegels, mit welchem das distale Ende des Leistenbandes verschmolzen ist, zeigt nun der Hoden eine Verlagerung, und diese erfolgt zugleich innerhalb einer Fortsetzung, bezw. Ausstülpung des Peritoneums (Processus vaginalis). Auch die Bauchwand selbst wächst weiter sackartig aus, und durch Mitauswachsen des M. obliquus abdom. internus und transversus wird so der Leistenkanal, beziehungsweise der „Cremastersack" gebildet, d. h. die Haut des Hodensackes (Scrotum) erhält Zuschüsse aus den seitlichen Bauchmuskeln (Fig. 399).

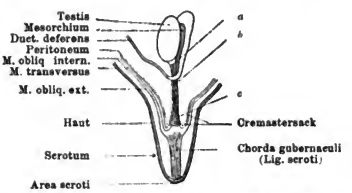


Fig. 399. Schema der Teile, die beim Descensus testiculi mit Conus inguinalis in Betracht kommen. Nach M. Weber. *a* Ligamentum testis, welches mit *b*, dem Ligamentum inguinale, oralwärts zusammenfliesst, *c* Conus inguinalis. Aus der Abbildung erhellt, dass man am Ligamentum inguinale (Gubernaculum Hunteri) kopfschwanzwärts unterscheiden kann: I. eine Portio abdominalis, II. eine Portio intravaginalis, III. eine Portio scrotalis.

Bei den weiteren Entwickelungs-Vorgängen kommt es nun darauf an, ob der Cremastersack oder der Conus im Wachstum die Vorherrschaft gewinnt, denn je nachdem wird der Conus kaudalwärts umgestülpt und trägt dann zur Vergrösserung des Cremastersackes bei, oder tritt (bei vorschlagendem Wachstum des Processus vaginalis des Cremastersackes) die Umstülpung des Conus und die Beteiligung desselben an der Bildung des Cremastersackes zurück. In beiden Fällen bildet der Conus das Ende des ausgestülpten Cremastersackes, der den Hoden enthält.

Bezüglich eines anderen Modus des Descensus, in welchem sich das Lig. inguinale durch interstitielles Wachstum bedeutend verlängert (Ungulaten, Carnivora fissipedia und pinnipedia, Marsupialia und Primates), verweise ich auf die Ausführungen von Max Weber, welche ich auch der obigen Darstellung des Descensus testiculorum zu Grunde gelegt habe.

Dass die Verlagerung der Hoden als eine neue Erwerbung der Säugetiere aufzufassen ist, kann keinem Zweifel unterliegen, denn bei Monotremen und einzelnen anderen Säugern, kommt sie noch nicht in Betracht.

Digitized by Google

In seinem ursprünglichsten Verhalten zeigt sich der Prozess bei Insektivoren, Nagern, Chiropteren, einzelnen Affen etc., und Alles weist darauf hin, dass er hier zunächst nur periodisch, und zwar nur bei erwachsenen Tieren eintrat. Bis zur Zeit der Reife behalten nämlich die Hoden bei den genannten Tieren ihre ursprüngliche, intraabdominale Lage, nach Eintritt der Reife aber kommen sie in eine nach aussen vorgestülpte Partie der inguinalen Bauchwand zu liegen. Zur Zeit der Brunst kehren sie, unter dem Einfluss des obengenannten Musculus cremaster, wieder in die Bauchhöhle zurück. Aus diesem Grunde würde sich für den betreffenden Muskel der Name M. levator s. retractor testis besser empfehlen.

Jene vorgestülpte, innen vom Peritoneum ausgekleidete Partie der Bauchwand bezeichnet man, wie bereits erwähnt, als Hodensack oder als Scrotum, und da die Ausstülpung beiderseits erfolgt, so resultiert daraus die paarige, doppeltkammerige Natur des Scrotums [1]).

Die „Wanderung" des Hodens, welche also, wie oben bemerkt, ursprünglich beim erwachsenen Tier eintrat, wurde bei anderen Gruppen der Mammalia im Laufe der Phylogenese in immer frühere jugendliche oder ontogenetische Stadien zurückverlegt. Die Scrotalbildung, einst durch die Hodenverlagerung selbst bedingt, entstand später selbständig und stellt das dar, was man in der Entwickelungsgeschichte als Genitalwülste oder äussere Genitalfalten bezeichnet, und aus welchen bei den höchsten Säugern im weiblichen Geschlecht die grossen Schamlippen, die Labia majora, hervorgehen. Es ist also hier, wie z. B. beim Menschen und bei den Primaten im allgemeinen, die Scrotalanlage, beziehungsweise die konstante extraabdominale Verlagerung der Hoden zu einer festen und dauernden Einrichtung geworden, welche unter den Gesichtspunkt einer zeitlichen Verschiebung fällt, wie sie häufig in der Ontogenese zur Beobachtung kommt. Dasselbe gilt für Beuteltiere, Ungulaten und Carnivoren. Bei Monotremen, Bradypus, Myrmecophaga, Hyrax, bei Elefanten u. a. liegt der Hoden abdominal, d. h. er überschreitet den Raum der Bauchhöhle überhaupt nicht, wenn er auch, wie z. B. bei Myrmecophaga und Bradypus, seine primäre Lage in unmittelbarer Nähe der Niere verlassen und sich kaudalwärts verschoben hat.

Dazu ist aber zu bemerken, dass es, im Gegensatz zu dieser primären, echten Testicondie, auch eine sekundäre, unechte Testicondie gibt. Letztere kann dadurch zustande kommen, dass infolge der allmählichen Rückbildung des Canalis inguinalis ein

[1]) Die Tatsache, dass die Scrota bei Marsupialiern, ein sehr primitives Verhalten zeigend, weit vor dem Penis liegen, gewinnt durch den Nachweis prinzipiell gleicher Bildungsvorgänge, wie sie den Descensus vieler Monodelphen begleiten, sehr an Interesse. Es handelt sich dabei im Laufe der weiteren Entwickelung unter gleichzeitiger Bildung eines Perineums und eines Verschlusses der Urogenitalspalte um ein längeres, bauchwärts gerichtetes Wachstum des Penis, welcher, zwischen den Scrotalhälften allmählich nach vorne sich schiebend, in das Integument des Bauches eingebettet wird, während die Scrotalanlagen hinten um den Penis herum wachsen und sich in der Medianlinie vereinigen.

Digitized by Google

Descensus testis unmöglich und der Hoden nur gegen die vordere Bauchwand oder auch eventuell bis an die innere (abdominale) Öffnung des Leistenkanals verlagert wurde (Cetacea, Sirenia (?), Dasypodidae).

Kommt es zur Rückbildung, resp., wie beim Menschen, zur gänzlichen Verödung des das Skrotallumen mit dem Coelom ursprünglich verbindenden Leistenkanales, so ist natürlich jeder Reditus testis unmöglich, und die Hoden verharren zeitlebens im Skrotum [1]).

Alles in allem erwogen, ist, wie bereits betont wurde, ein befriedigender Einblick in das eigentliche Wesen und die erste Ursache der Hodenwanderung bis jetzt nicht möglich, und ob man berechtigt ist, dieselbe mit der Urgeschichte der Mammarorgane in kausale Verbindung zu bringen, muss die Zukunft lehren [2]).

Was die Form der Hoden anbelangt, so handelt es sich in der Regel um ovale oder rundlich ovale Gebilde, welche bezüglich ihrer Grösse häufig (wie z. B. bei Nagern und Insektivoren) periodischen, nach der Brunstzeit sich richtenden Schwankungen unterliegen. Abgesehen aber davon, stehen sie bezüglich ihrer Grösse überhaupt nicht immer in geradem Verhältnis zu derjenigen des Körpers.

Die fibröse, unterhalb der Tunica vaginalis propria (Derivat des Peritoneum) liegende Aussenhülle (Fig. 400 *A*) schickt häufig, aber

[1]) Dass aber auch beim Menschen in Ausnahmefällen, d. h. bei dauernd offenbleibendem Canalis vaginalis, ein Reditus testis möglich ist, habe ich in meiner Schrift „Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit" des Näheren erörtert und durch Abbildungen illustriert.

[2]) Die Vertreter dieser Auffassung (vergl. vor allem Klaatsch) betonen, dass die Mammarorgane, welche sich in Form einer scharf abgegrenzten, durch Drüsen und glatte Muskeln charakterisierten Hautpartie in der Inguinalgegend differenzierten, eine tiefgreifende Einwirkung auf die Bauchmuskeln gewannen. Es erfolgte, wie die Monotremen zeigen (vergl. das Integument), schon sehr frühzeitig eine Übertragung der Mammarorgane vom weiblichen Geschlecht auf das männliche, so dass sie auch hier eine Wirkung auf tiefere Teile der Bauchwand ausgeübt haben. Diese bestand darin, dass das bei Monotremen bereits mächtige Drüsenorgan die seitlichen Bauchmuskeln, unter Bildung eines sogen. Conus inguinalis, an einer mehr oder weniger scharf umschriebenen Partie einstülpte, wodurch es zur Differenzierung eines Kompressors des Mammarorganes aus dem M. transversus heraus kam.

Die Bildung jenes Conus inguinalis, bei welcher es sich eigentlich nicht sowohl um eine wirkliche Einstülpung, als vielmehr um ein förmliches Hineinwachsen von Zellen aus der Myoblastenzone der vorderen Bauchwand ins Ligamentum inguinale handelt, soll sich auch noch während des Descensus testiculi im männlichen Geschlecht ontogenetisch nachweisen lassen, und zwar am deutlichsten bei Nagern, während Carnivoren, Artiodaktyla, Perissodaktyla und Marsupialia keine Spur davon erkennen lassen. In der Mitte zwischen den obengenannten vier Säugetiergruppen einer- und den Nagern andererseits stehen die Primaten inkl. Mensch, insofern sich bei diesen wenigstens noch ein Conus-Rudiment findet. — Jener M. compressor des Mammarorgans erhielt sich bei den Marsupialiern im Interesse der extrauterinen Ernährung des unreifen Jungen, während er bei Placentaliern in Anpassung an die andere Art der Brutpflege hinfällig wurde, beziehungsweise sich zum M. cremaster umgestaltete. Periodisch, wie die Grössenschwankungen des Drüsenkomplexes, musste sich auch die Entfaltung des Conus in das Lumen der Bauchhöhle hinein gestalten. Der männliche Conus gewann Beziehungen zur männlichen Keimdrüse, für deren periodische Dislokation (nach der Stelle des Locus minoris resistentiae hin) die grossen, periodischen, mit dem Geschlechtsleben verbundenen Volumschwankungen von Bedeutung wurden. Für die Ovarien kommen letztere Momente nicht in Betracht: die Exkursionsfähigkeit ist infolge ihrer Lagebeziehungen zu den Müller'schen Gängen und ihren Derivaten eine ungleich geringere, auch unterliegen sie keinen so starken Volumschwankungen.

Digitized by Google

nicht immer, Ausläufer (Trabekeln) ins Innere (*t, t*). Dadurch werden die Samenkanälchen in lappenartige Portionen gesondert (*L, L*), und zugleich entsteht ein Gitterwerk, das Mediastinum testis (Corpus Highmori †), durch welches das Rete testis (Halleri), d. h. die Ductuli efferentes (Vasa efferentia) testis (*Ve*) in den Nebenhoden (*NH*) übertreten. Hier angelangt, ballen sich die Samenkanälchen zu den sogenannten Lobi epididymidis (Coni vasculosi), und diese werden durch einen Sammelgang, Ductus (Vas) epididymidis, untereinander verbunden (Fig. 400 *Cv, Cv, Vep*). Aus dem letzten Lobus epididymidis geht dann der Ductus (Vas) deferens hervor (*Vd*), und dieser erzeugt an seinem Ende, kurz bevor er sich in den Sinus urogenitalis einsenkt, drüsenartige Ausstülpungen (Glandulae ampullarum ductus deferentis [„Samenblasen"]. Fig. 401, *gl. amp.*), von welchen später noch weiter die Rede sein wird (s. d. accessorischen Geschlechtsdrüsen).

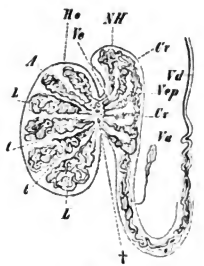


Fig. 400.

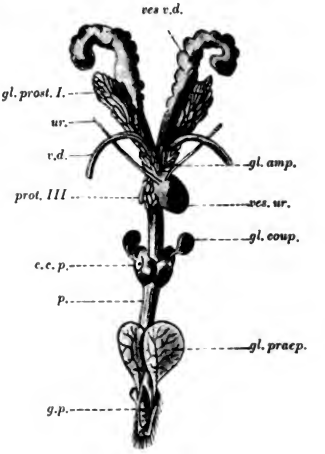


Fig 401.

Fig. 400. Schematische Darstellung des Säugetierhodens. *A* Tunica albuginea des Hodens, welche nach einwärts die Septula testis *t, t* und das Mediastinum testis (Corpus Highmori) (†) erzeugt, *Cv* Lobuli epididymidis (Coni vasculosi), die durch den Sammelgang Ductus epididymidis (*Vep*) untereinander verbunden werden, *Ho* Hoden, *L, L* Läppchen der Samenkanäle, *NH* Nebenhoden, *Va* Ductus (Vas) aberrans, *Vd* Ductus (Vas) deferens, *Ve* Ductuli efferentes (Vasa efferentia) testis, Rete testis (Halleri).

Fig. 401. Drüsen des männlichen Urogenitalapparates von Mus musculus. Nach M. Rauther. (Der untere, hintere Teil der Prostata (II) konnte, da er auf der abgekehrten Seite liegt, nicht mit dargestellt werden) 2 : 1. *c.c.p.* Corpus cavernosum penis, *gl.amp.* Glandulae ampullarum duct. deferent., *gl.coup.* Glandulae Cowperi s. bulbourethrales, *g.p.* Glans penis, durch Aufschlitzen der Vorhaut sichtbar gemacht, *gl.praep.* Glandulae praeputiales, *gl.prost.I., II.* Glandulae prostaticae, *ur* Ureter, *v.d.* Vas (Ductus) deferens, *ves.ur.* Vesica urinaria, *ves.v.d.* Vesicula vasis (Ductus) deferentis.

Jenseits von der Einmündungsstelle der Ampullendrüsen werden die Samenleiter als Ductus ejaculatorii bezeichnet.

Digitized by Google

Ausser ihnen münden bei manchen Säugern Rudimente der Müller'schen Gänge in den Sinus urogenitalis (vergl. die entwickelungsgeschichtliche Einleitung).

Beim Menschen erhält sich nur das unterste (hinterste) Ende derselben, und zwar unter der Form eines unpaaren, in eine accessorische Geschlechtsdrüse, die Prostata, eingebetteten Bläschens, Vesicula prostatica (Uterus masculinus).

Die Glandula prostatica s. Prostata, welche den Sinus urogenitalis mehr oder weniger vollkommen umgibt, besteht aus Drüsenschläuchen, die durch fibröses und muskulöses Gewebe vereinigt werden und die ihr Sekret in den Urogenitalsinus entleeren (vergl. die accessorischen Geschlechtsdrüsen).

Begattungsorgane.

Die Begattungsorgane der Wirbeltiere gehören mehreren, untereinander morphologisch nicht vergleichbaren Typen an.

Bei männlichen **Petromyzonten** findet sich eine unter Muskeleinfluss stehende, röhrenartige Verlängerung des Urogenitalsinus, deren physiologische Bedeutung nicht näher bekannt ist.

Bei **Selachiern** männlichen Geschlechts zeigt sich der distale Abschnitt der Bauchflosse zu einem Kopulationsglied (früher unpassenderweise als „Pterygopodium" bezeichnet) umgebildet [1]). Es handelt sich dabei um eine Modifikation der Stammreihe der Flosse, welcher sich aber auch noch Seitenstrahlen und sekundäre Skelettstücke, die ursprünglich mit der Flosse nichts zu schaffen haben, beigesellen können. Jener bei verschiedenen Gruppen aus einer verschieden grossen Zahl beweglich untereinander verbundener und von einer Rinne durchzogener Knorpelstücke bestehende Apparat zeigt die Tendenz, sich so viel als möglich aus dem Flossenverbande hervorzuheben. Bei vielen Altselachiern ist der Flossensaum fast mit der ganzen Länge des geschlechtsreifen Gliedes verbunden, bei phylogenetisch jüngeren Formen wird diese Verbindung schon an der Basis des Gliedes aufgelöst So ragt z. B. bei Squaliden und Rochen oft nur der terminale Abschnitt frei hervor, während bei Holocephalen das ganze Kopulationsgebiet aus dem Flossenverband hervortritt. — Überall aber ist wohl im Auge zu behalten, dass es sich beim Kopulationsorgan der Selachier um kein selbständiges Organ handelt, sondern dass dasselbe, wie oben bereits betont wurde, der Hauptsache nach genetisch auf die Bauchflosse zurückgeführt werden muss.

Der betreffende Knorpelkomplex, in welchem unter mechanischen Einflüssen neben hyalinknorpeligen Elementen auch solche mit elastischem oder Kalkknorpel auftreten können, steht unter dem Einfluss eines M. abductor et extensor, und auf Grund dessen können die Knorpelstücke in zusammengeklapptem Zustande in die weibliche

[1]) Eine andere Bezeichnung lautet „Mixopterygium".

Digitized by Google

Kloake und von hier aus weiter in die Eileiter eingeschoben werden. Dort werden die aus einer wechselnd grossen Zahl bestehenden Endglieder, nach Art gewisser chirurgischer Instrumente, ausgebreitet, worauf der Samenerguss in die auf jene Weise künstlich erweiterten Ovidukte erfolgt.

Die Spitze des Kopulationsgliedes ist in den meisten Fällen nackt; die Epidermiszellen häufen sich polsterartig an und werden von stark verlängerten Kutispapillen durchsetzt, welche sowohl bindegewebige als auch nervöse Elemente enthalten und an deren Spitzen die Epidermiszellen eine eigentümliche Modifikation erfahren. Ohne Zweifel handelt es sich hier um Sinnesorgane, welche der Wollustempfindung dienen (O. Huber).

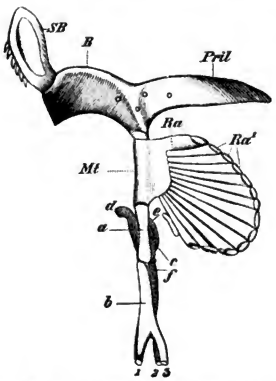


Fig. 402. Beckengürtel und Bauchflosse einer männlichen Chimaera monstrosa. Ventrale Ansicht. Nach Davidoff. *a—f* Gliedstücke des Basalanhanges, *B* ventraler Beckenteil (Processus iliacus), *Mt* Metapterygium, *Prl* dorsaler Beckenteil (Processus ilinacus), *Ra* Randstrahl (Propterygium), *Ra'* Radien des Metapterygiums, *SB* Sägeplatte, *1, 2, 3* Endglieder des zweiten Stückes (*b*) vom Basalanhang.

In manchen Fällen zeigen sich die Endglieder des Kopulationsgliedes mit einem oder mehreren beweglichen Stacheln besetzt, die bei Spinaciden aus einem eigentümlichen Gewebe („Chondrodentin", Huber) bestehen.

Mit dem Kopulationsorgan ist eine unter der Herrschaft eines zweischichtigen Muskelapparates[1]) stehende, aus verästelt tubulösen Elementen zusammengesetzte Drüse in Verbindung. Diese bildet sich durch eine sackartige Einsenkung des Integumentes, und die Entwickelung ihres Epithels steht in engem Zusammenhang mit der Begattungszeit des Tieres; ausserhalb dieser Periode sind nur wenige Zellreste des Epithels vorhanden.

Bei Holocephalen kommt zu dem oben geschilderten Apparat noch die sogenannte „Sägeplatte" hinzu (Fig. 402). Darunter versteht man eine paarig angeordnete, dem vorderen Beckenrand aufsitzende Platte, welche mit Hautzähnen überzogen ist und in einer seichten Grube liegt, aus welcher sie hervorgeklappt werden kann. Bei Chimaera ist die Sägeplatte einfach, bei Callorhynchus dagegen sehr kompliziert gestaltet (mit einer grossen Drüse und eigentümlich geformten Nebenknorpeln ausgestattet).

Unter den **Teleostiern** ist bei dem männlichen Girardinus die Analflosse durch die Entwickelung eines terminalen Zangen

[1]) Die Muskulatur des Drüsensackes verbindet sich erst sekundär mit den oben schon genannten Muskeln des Kopulationsgliedes. Beide aber sind genetisch auf die ganze hinterste Partie der Flossenmuskulatur zurückzuführen.

Digitized by Google

apparates und durch andere Modifikationen zu einem Kopulationsorganum gebildet, womit sich das Männchen während der Begattung am Weibchen festhält.

Von anderen Gattungen mit ähnlichen Einrichtungen ist bei Knochenfischen wenig bekannt; bei manchen Cyprinodonten kommen Umbildungen der Analflossen vor, doch erheischen die-

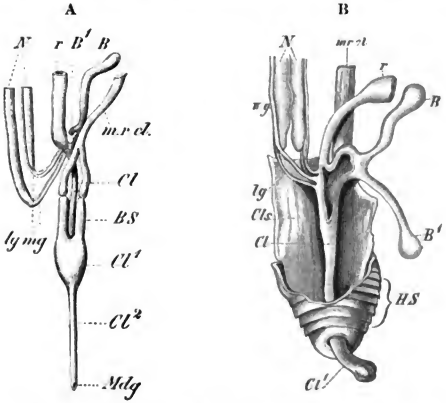


Fig. 403. Der hinterste Teil des männlichen Urogenitalapparates von Epicrium glutinosum (A) und von Coecilia lumbricoides (B). *B, B'* die beiden Zipfel der Harnblase, *BS* Blindsäcke der Kloake, *Cl, Cl'*, *Cl²* die verschiedenen Abschnitte derselben. Die Kloake ist auf Fig. A in der Ruhelage, auf Fig. B in ausgestülptem Zustande dargestellt. *Cls* Kloakenscheide, *HS* Hautschienen, *lg, mg* Urnieren- und Müller'scher Gang, *Mdg* Mündung der Kloake, *mrcl* M. retractor cloacae, *N* Niere, *r* Rectum.

selben eine erneute Untersuchung. Dasselbe gilt auch für das drüsige und zugleich erektile Organ des zur Familie der Siluroiden gehörigen Plotosus anguillaris, dessen Beziehungen zum Kopulationsakte nicht sicher festgestellt sind.

Bei den **Amphibien** verdient die Kloake der Urodelen eine genauere Besprechung.

Bei beiden Geschlechtern stellt die Kloake einen Spaltraum dar, der von der äusseren Haut lippenartig umsäumt wird. Die Höhlung selbst kann durch einspringende Falten wieder in verschiedene Unterabteilungen zerfallen. Die Seitenwände der weiblichen Kloake werden von zahlreichen Schläuchen eingenommen, die während der Brunstzeit mit Spermatozoën erfüllt sind (Receptacula seminis)[1].

[1]) Bei Salamandra maculata und atra können die in die Receptacula seminis aufgenommenen Spermatosomen 1—2 Jahre lang lebendig und zu verschiedenmaligen Befruchtungsakten funktionsfähig bleiben.

Digitized by Google

Beim Männchen sind die Kloakenlippen und die dorsale Wand der Kloakenhöhle von Drüsen vollständig durchsetzt. Diese Drüsen sind besonders stark während der Brunstzeit entfaltet und wölben alsdann die Kloakenlippen mächtig hervor.

Jene Drüsenapparate zerfallen genetisch und histologisch in verschiedene Unterabteilungen, die man als Kloakendrüse im engeren Sinne und als Beckendrüse unterscheidet. Letztere liegt mehr dorsal-kopfwärts und schiebt sich mit einem besonders differenzierten Abschnitt, den man als Bauchdrüse bezeichnet, zwischen Bauchmuskulatur und Peritoneum ein. Diese Bauchdrüse wird, wenn auch nicht konstant und in stark wechselnder Entfaltung, auch bei weib-

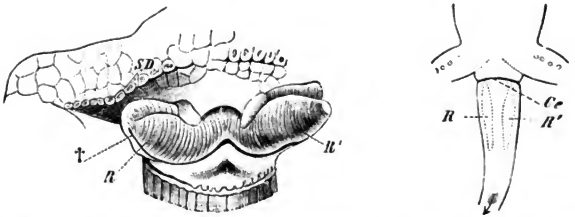


Fig. 404. Die beiden Ruten *R*, *R*¹ von Lacerta agilis, in hervorgestülptem Zustande. Nach F. Leydig. Auf Fig. B sind sie durch die punktierten Linien in der Ruhelage, unter der Haut der Schwanzwurzel liegend, dargestellt. *Cc* Querliegender Kloakenschlitz, *SD* sogenannte Schenkeldrüsen, † die Spiralfurche, welche zum Abfluss des Samens dient. Der Pfeil auf der Figur B deutet die Richtung gegen das Schwanzende an.

lichen Urodelen angetroffen. Ihre ursprüngliche Zugehörigkeit zur äusseren Haut kann keinem Zweifel unterliegen (M. Heidenhain).

Die wesentlichste Aufgabe aller jener Drüsen besteht darin, eine schützende, gallertige Hüllmasse um die zu paketartigen Massen (Spermatophoren) vereinigten Spermatosomen zu bilden[1]).

Bei den Anuren ist von einer innerlichen Befruchtung nichts bekannt. Das auf dem Rücken des Weibchens sitzende und dessen seitliche Rumpfwände mit den vorderen Extremitäten krampfhaft umklammernde Männchen ergiesst den Samen über die gleichzeitig aus der weiblichen Kloake austretenden Eier.

Bei den Männchen der Gymnophionen kann die, eine Länge

[1]) Die Begattung der einheimischen Tritonen geht folgendermassen vor sich: Das Männchen setzt, vom Weibchen gefolgt, mehrere Spermatophoren ab, deren milchweisse, stiftförmige Samenmasse aus der glockenförmigen, von der Kloakendrüse gelieferten Gallerthülle hervorragt. Indem nun das Weibchen darüber hinwegkriecht, bleibt die Samenmasse an den krampfartig geschlossenen Kloakenlippen hängen und gelangt nach kurzer Zeit in die Receptacula seminis. Hier und da kriecht das Weibchen weiter und hängt sich noch einen zweiten oder dritten Spermatophoren an. Das auf diese Weise aufgenommene Quantum von Sperma mag zur Befruchtung von 100 Eiern genügen, welche vielleicht innerhalb der folgenden 8—14 Tage abgelegt werden. Darauf erfolgt eine erneute Samenaufnahme. Ähnliches gilt auch für den Axolotl, welcher bis zu 1000 und mehr Eier ablegt.

Bezüglich des interessanten Liebesspieles des Pleurodeles Waltlii, des Triton viridescens und des Axolotl verweise ich auf die Arbeit von E. Zeller.

Digitized by Google

bis zu fünf Zentimetern erreichende und unter der Herrschaft einer reich entwickelten Muskulatur stehende Kloake beim Kopulationsprozess ausgestülpt werden und fungiert dadurch wenigstens temporär nach Art eines äusseren Begattungsorganes (Fig. 403 **A**, **B**).

Bei **Reptilien** sind ebenfalls accessorische Geschlechtsdrüsen entwickelt.

Blindschleichen, Eidechsen und Amphisbänen besitzen im Bereich der dorsalen und der ventralen Kloakenwand mächtig entwickelte Drüsenpakete, die bei den Männchen ihr Sekret in die Samenrinnen der Ruten ergiessen.

Bei den Schlangen gleichen die Verhältnisse vielfach denjenigen der Lacertilier, in manchen Punkten aber weichen sie davon ab.

Chelonier entbehren der accessorischen Geschlechtsdrüsen vollkommen. Da, wo sogen. Analblasen existieren, dienen sie hydrostatischen Zwecken; sie können der Bursa Fabricii der Vögel nicht als homolog erachtet werden.

Die Krokodile (geschlechtsreife Tiere) besitzen nur Stinkdrüsen (Moschusdrüsen), welche wohl ebensosehr als Schreck- wie als sexuelle Anreizungsmittel dienen. Sie öffnen sich in die Kloake und sollen ausstülpbar sein.

Fig. 405. Querschnitt der Kloake einer Schildkröte, wenig schematisiert. Nach Boas. *f* Corpus fibrosum. *r* Samenrinne, von kavernösem Gewebe umgeben. *v* Kloakenwand.

Inwieweit und ob überhaupt die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Amphibien und Reptilien denjenigen der Mammalia homologisiert werden dürfen, steht dahin.

Was die äusseren Begattungsorgane der Reptilien betrifft, so erscheinen sie nach zwei verschiedenen Richtungen entwickelt. Die eine Art besitzen die Saurier, Schlangen, Scinke und Amphisbänen, die andere die Schildkröten und Krokodilier.

Bei Sauriern und Schlangen finden sich zwei aus den seitlichen Partien der vorderen Kloakenlippe hervorgehende (paarige) Penisschläuche, welche sich jederseits dicht am After öffnen und unter der Haut der Schwanzwurzel nach hinten erstrecken. Sie sind höchstens einem Teil des Begattungsorganes der übrigen Amnioten homolog, können ausgestülpt und mittelst eines am blinden Ende des Sackes sich inserierenden Muskels wieder zurückgezogen werden. In ausgestülptem Zustande ist jeder Sack an seiner Oberfläche mit einer spiraligen Furche versehen, welche den Samen in die weibliche Kloake überleitet (Fig. 404). Kavernöse Körper existieren nicht.

Bei Schildkröten[1]) und Krokodilen ist das Geschlechtsglied unpaar. Es entsteht als basale (paarige) Wucherung der oralen Afterlippe und wird dann weiterhin durch eine verdickte, teils aus fibrösem, teils aus kavernösem Gewebe bestehende und vorstreckbare Partie der ventralen Kloakenwand dargestellt[2]).

[1]) Der betr. Apparat der Schildkröten steht unter der Herrschaft von Muskeln, welche als Rückzieher und Vorstrecker fungieren, und um ähnliche Einrichtungen handelt es sich auch bei den Ratiten.

[2]) Bei Schildkröten, Krokodilen, Vögeln und Säugern entsteht das Kopu-

Digitized by Google

Nach vorne zu (kopfwärts) spaltet sich dieser Längswulst in zwei Schenkel, während sein kaudales Ende sich zu einem freien, zungenartigen Vorsprung erhebt.

Seine Oberseite wird von einer Längsrinne eingenommen, an deren vorderstem Teil die Samenleiter ausmünden.

Bei Krokodilen ist jene Längsrinne tiefer und der frei hervorstehende Teil des Längswulstes länger.

Überall finden sich auch im weiblichen Geschlecht, allerdings viel schwächer entwickelt, die Homologa der männlichen Ruten (Klitoris).

Das Begattungsorgan der **Vögel** schliesst sich an dasjenige der Krokodile an und entsteht auch hier von der oralen Afterlippe aus.

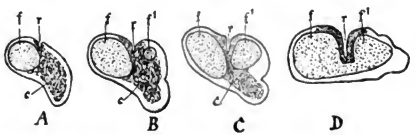


Fig. 406.

Fig. 406. **A, B, C, D.** Vier Querschnitte durch verschiedene Stellen des freien Teiles des Penis von Struthio. Nach Boas. **A** nahe der Spitze, **D** an der Grenze der angehefteten Partie. Das kavernöse Gewebe ist durch gekrümmte Strichelchen markiert, *c* kavernöser Körper an der Unterseite des Penis; *f* linke, f^1 rechte Hälfte des Corpus fibrosum; *r* Samenrinne.

Fig. 407.

Fig. 407. Querschnitt durch den freien Teil des Penis von Dromaeus, Blindschlauch eingestülpt. Nach Boas. *f*, f^1 Corpus fibrosum. Unterhalb desselben liegt der Blindschlauch, dessen Wandung kavernös ist; sein Hohlraum (*sh*) erscheint spaltförmig, an der oberen Wand findet sich die tiefe Samenrinne r^1; ausserdem bemerkt man an derselben Wand mehrere andere Furchen, welche beim Umstülpen des Schlauches verstreichen, was mit r^1 nicht der Fall ist, *r* Samenrinne, in deren Umgebung kavernöses Gewebe.

In ausgebildetem Zustande findet es sich nur bei den straussartigen Vögeln, sowie bei den Lamellirostres, d. h. bei den Entenvögeln. Bei einer Anzahl anderer Vögel ist das Begattungsorgan rudimentär.

Bei Struthio handelt es sich, wie bei Krokodilen, um einen besonders ausgebildeten Teil der ventralen Kloakenwand, der hintere, freie Spitzenteil ist aber länger als bei jenen. Auf der Oberseite findet sich ebenfalls jene Rinne, und innerlich wird das Organ von einem starken Corpus fibrosum, welches sich nach hinten zu in zwei Hälften sondert, gestützt. Zwischen beiden Hälften herrscht eine grosse Asymmetrie. Auf der Oberseite des Organs, wie auch am grössten Teile seiner Unterseite, liegt ein kavernöser Körper; ersterer ist paarig, letzterer dagegen unpaar; beide stehen miteinander in Verbindung.

---

lationsorgan durch die Vereinigung eines ektodermalen Teiles mit einem Abschnitt der ventralen Kloakenwand (Urodaeum), welch letzteres den Weg zur Beförderung des Samens liefert. Dieser Weg besitzt bei den Sauropsiden Rinnenform, während er bei den Säugetieren ein geschlossenes Rohr darstellt. Dazu tritt mesodermales fibröses oder Schwellgewebe (U. Gerhardt).

Digitized by Google

Bei Dromaeus und Rhea verhält sich alles im wesentlichen ebenso wie bei Struthio, allein in einem Punkt besteht ein wichtiger Unterschied. Es findet sich nämlich an der Spitze des Penis eine Öffnung, welche in einen langestreckten, kopfwärts gerichteten Blindsack hineinführt. Dieser endigt an der Basis des Penis mit einer stark gewundenen Partie und besitzt auf seiner Innenseite eine von zwei stark hervortretenden Lippen begrenzte Rinne, welche eine Fortsetzung jener Rinne vorstellt, die auf der Oberseite des Penis liegt; dieselbe setzt sich jedoch nicht bis an das blinde Ende des Blindsackes fort, sondern hört eine gute Strecke vorher schon auf. Die Wände des Schlauches sind, soweit die Rinne reicht, kavernös. Auch der Penis der Entenvögel schliesst sich eng an den von Dromaeus und Rhea an. Das Corpus fibrosum von Cygnus olor ist abgeplattet und in seiner grössten Ausdehnung gespalten. Die linke Hälfte reicht weiter nach hinten als die rechte. Der Blindschlauch, welcher aus einem ausstülpbaren Teil besteht, liegt unterhalb des linken Corpus fibrosum; auch bei Rhea erscheint er etwas nach links verschoben. Der freie Teil des Penis ist, wenn der Schlauch zurückgezogen ist, ausserordentlich kurz.

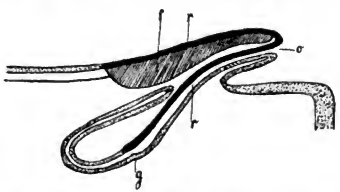


Fig. 408. Schematischer Längsschnitt des Penis und der ventralen Kloakenwand von Rhea. Blindschlauch eingestülpt. Nach Boas. Schleimhaut weiss mit schwarzen Punkten, nur die Schleimhaut der Samenrinne schwarz. *f* Corpus fibrosum; *g* Grenze der beiden Abschnitte des Blindschlauches; *o* Öffnung des letzteren an der Penisspitze; *r* Samenrinne, die sich an der Wand des Blindschlauches fortsetzt.

Das Fehlen des bei den genannten Vögeln so charakteristischen Blindschlauches bei Struthio ist als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten; wahrscheinlich entspricht demselben die oben erwähnte kavernöse Gewebsmasse an der Unterseite des Penis von Struthio. Wenn der Penis von Struthio also mit demjenigen der Schildkröten und Krokodile eine grössere Ähnlichkeit darbietet als der Penis von Dromaeus etc., so beruht dies offenbar auf einer sekundären Rückbildung eines Elementes des ersteren.

Eine Klitoris ist bei den Weibchen der obengenannten Vögel vorhanden. Zwischen dem Begattungsorgan der Reptilien (Schildkröten und Krokodile) und demjenigen der **Monotremen** besteht eine bis jetzt nicht überbrückbare Kluft. Bei letzteren tritt ein langer, geschlossener, als eine neue Erwerbung aufzufassender Urogenitalsinus auf, in dessen Boden die Samen- und Harnleiter sowie die Harnblase einmünden.

Die näheren Verhältnisse sind so ausserordentlich interessant, dass ich dabei, unter Zugrundelegung der Untersuchungen von Fr. Keibel, etwas spezieller darauf eingehe.

Die erste Anlage eines Geschlechtsgliedes von Echidna aculeata ist paarig; die Samenröhre und die Cowper'schen Drüsen gehen aus einer ektodermalen Anlage hervor. Die Muskulatur der

Digitized by Google

Kloake, der Cowper'schen Drüsen und des Musculus retractor des Geschlechtsgliedes lassen sich von der Hautmuskulatur ableiten.

Die Verbindung der Blase mit dem Sinus urogenitalis liegt an ihrer Rückwand. Der Sinus besitzt dorsalwärts eine in zwei

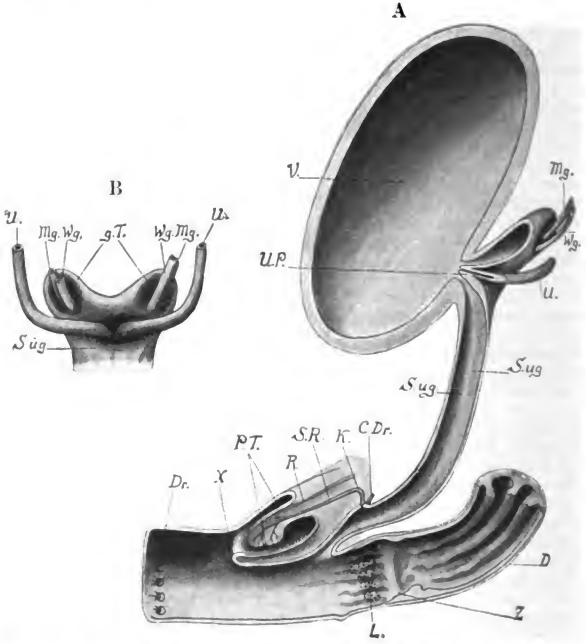


Fig. 409. **A** Schematische Darstellung der Blase, des Sinus urogenitalis und der Kloakenregion von Echidna aculeata, var. typica. **B** Schematische Darstellung des oberen Teiles des Sinus urogenitalis von der dorsalen Seite. Einmündung der Müller'schen und Wolff'schen Gänge, sowie der Ureteren in den Sinus urogenitalis. Beide Figuren nach F. Keibel. *C.Dr.* Einmündung der Cowper'schen Drüsen in den Sinus urogenitalis (*S.ug.*). *D.* Enddarm. *Dr.* Öffnungen, aus denen Haarbüschel treten, in die Bälge derselben münden Talg- und Knäueldrüsen. *g.T.* Genitaltasche. *K.* Knickungsstelle des retrahierten Samenrohres (*S.R.*). *L.* Lymphatisches Gewebe. *Mg* Müller'scher Gang. *P.T* Praeputialtasche, in ihr das Geschlechtsglied. *S.R.* Samenrohr des Geschlechtsgliedes. *S.ug.* Sinus urogenitalis. *U.* Ureter. *U.P.* Ureterenpapille. *Wg.* Wolff'scher Gang. *x.* Mündung der Praeputialtasche in die Kloake. *Z.* Mündung des Darmes in die Kloake. Die schematisch gehaltene Abbildung stellt einen medianen Sagittalschnitt dar, auf den man von der linken Seite sieht. Die Figur ist so orientiert, dass oben kranial, unten kaudal, rechts dorsal und links ventral ist. Damit das Schema für beide Geschlechter Geltung hat, sind die Wolff'schen und Müller'schen Gänge in noch undifferenziertem Zustande eingezeichnet.

Digitized by Google

Zipfel auslaufende taschenförmige Ausbuchtung, und an seiner Öffnung in die Blase findet sich eine vorragende Papille, auf welcher die beiden Ureteren dicht nebeneinander ausmünden. In die oben erwähnten Zipfel des Sinus urogenitalis, die man Genitaltaschen nennen könnte, münden die Müller'schen und Wolff'schen Gänge. Aus obigem erhellt, dass der Urin aus den Ureteren nicht etwa in den Sinus urogenitalis, sondern unmittelbar in die Blase gelangt. Erst wenn diese gefüllt ist, wird sie mittelst ihrer stark-muskulösen Wände den Harn auf einmal entleeren.

Nicht weit von der Stelle, wo der Sinus urogenitalis in die Kloake mündet, liegt eine kleine dorsale Ausbuchtung, und in dieser befindet sich die innere Mündung des das Geschlechtsglied durchbohrenden Samenrohres (*SR*). Letzteres teilt sich gegen das vordere Ende des Geschlechtsgliedes[1]) hin, wo dieses in seine vier Lappen zerfällt, erst in zwei Kanäle, dann in vier und so weiter immer dichotomisch in eine grosse Zahl von Kanälen, die wie eine Brause auf den vier grossen Papillen des Geschlechtsgliedes münden. (Auf der schematischen Fig. 409 sind nur zwei Lappen und nur eine geringe Anzahl von Ausmündungen dargestellt.)

Auf der Fig. 409 ist das Geschlechtsglied in retrahiertem Zustand abgebildet, und auch der M. retractor (*R*) ist angedeutet. Bei der Erektion tritt das Glied aus seiner Praeputialtasche hervor, das Samenrohr streckt sich und bildet dann die direkte Fortsetzung des Sinus urogenitalis, dessen untere Öffnung in die Kloake wohl schon durch das infolge der Füllung des Schwellgewebes mächtig vergrösserte Glied zugedrückt wird. In der kleinen Ausbuchtung, in der das Samenrohr des Geschlechtsgliedes beginnt, gerade rechts und links von demselben, liegen die Ausmündungen der Cowper'schen Drüsen.

Der Ureterenpapille (*U.P.*) wird dem abwärts strömenden Samen kein Hindernis entgegenstellen, und von einem vorbeigleitenden Ei wird dieselbe ohne Schwierigkeiten beiseite gedrückt werden können.

Die Einmündungsstelle des in kontrahiertem Zustand durch starke Längsfalten charakterisierten Enddarmes in die Kloake ist durch eine faltenlose Ringzone angedeutet. Die Ausdehnung des in der Kloakenwand reichlich vorhandenen lymphatischen, an Gaumentonsillen erinnernden Gewebes ist im Schema durch Punktierung angegeben.

Will man den Weg der Hypothese betreten, um die Kluft von den Promammalia zu den Mammalia zu überbrücken, so wäre er nach Boas etwa folgender.

Man könnte sich vorstellen, dass jener Urogenitalsinus der Monotremen so entstanden sei, dass sich am vorderen (Kopf-) Ende des Penis einer Monotremenstammform eine sackförmige Ausstülpung der ventralen Kloakenwand zur Aufnahme der Harn- und Samenleiter

---

[1]) Eigentliches kavernöses Gewebe scheint in der Nähe der Samenröhre von Ornithorhynchus nicht zu existieren, wohl aber bei Echidna, wo es sich namentlich in der Glans stark anhäuft. — Auf der mit kurzen, weichen Stacheln besetzten Glans penis von Ornithorhynchus bemerkt man eine Längsfurche, wodurch die Glansspitze in einen rechten und linken Teil gesondert wird. Auf jedem Teil findet sich eine Grube mit einer Gruppe längerer, weicher, konischer Papillen, auf deren jeder die extrem feinen Endkanäle der Samenröhre ausmünden. Über die Bildungsgeschichte dieser Einzelkanäle ist nichts bekannt.

Digitized by Google

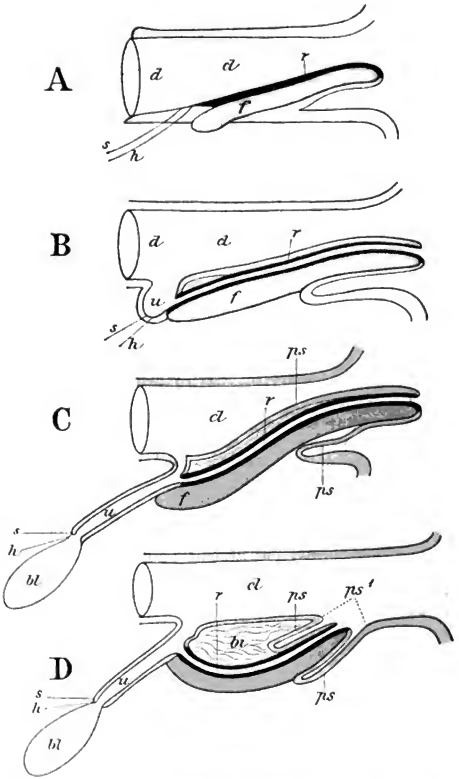


Fig. 410. **A—D.** Schematische Längsschnitte des hinteren Teiles des Darmkanales, der Kloake und des Kopulationsorganes bei verschiedenen Wirbeltieren. Nach J. E. V. Boas. Harn- und Samenleiter sind, obgleich nicht median gelegen, doch mit angedeutet. Auf das bei einigen Säugetieren stark verdickte Corpus cavernosum urethrae, sowie auf den Schwellkörper der Eichel ist in den Figuren keine Rücksicht genommen. **A** Krokodil, **B** hypothetische Zwischenform zwischen **A** und **C**, **C** Monotremen, Penis hervorgestreckt, **D** Monotremen, Penis zurückgezogen. Allgemein gültige Bezeichnungen: *bi* Bindegewebe, *bl* Harnblase, *cl* Kloake, *d* Darm, *f* Corpus fibrosum (Corpora cavernosa der menschlichen Anatomie), *h* Harnleiter, *ps* Penisscheide, *ps*¹ Öffnung derselben, *r* Samenrinne, Samenröhre, *s* Samenleiter, *u* Urogenitalkanal.

Digitized by Google

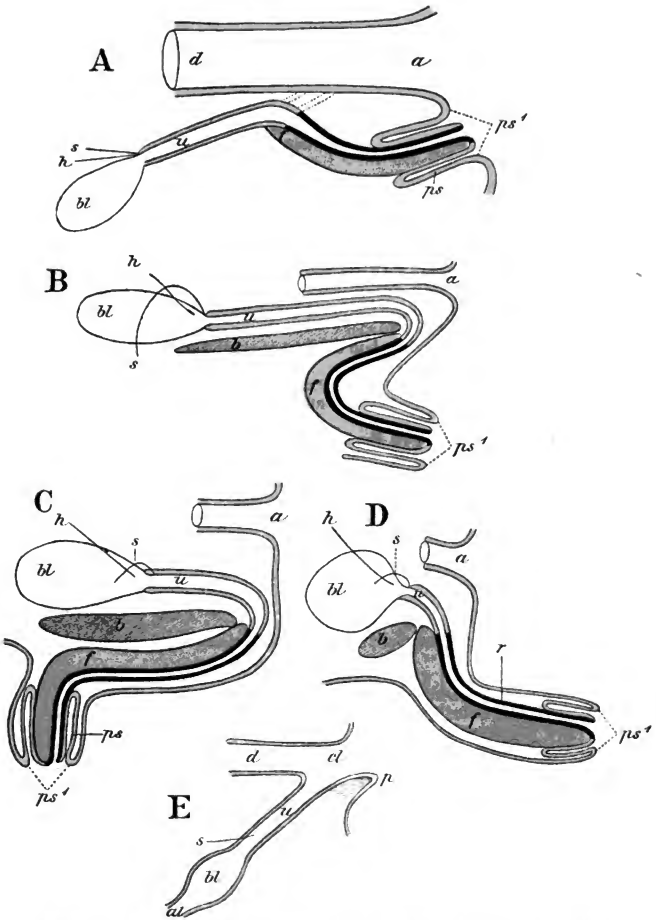


Fig. 411. Die schematischen Längsschnitte des Darmkanals, der Kloake und des Kopulationsorgans schliessen sich an diejenigen der Fig. 410

Digitized by Google

direkt an. Auch die Bezeichnungen der letztgenannten Figur gelten; dieselben haben aber auf Fig. 410 einige Zusätze bekommen, welche unten angemerkt sind. **A** Marsupialier; ganz schematisch, um den Vergleich mit den Monotremen (vergl. Fig. 410 C) zu erleichtern. Die obliterierte Mündung des Urogenitalkanals in die Kloake ist durch punktierte Linien angedeutet, **B** Paca (Coelogenys), **C** Affe (Cercopithecus). Wenn man sich die Glanspartie in der Achse des übrigen Gliedes bauchwärts gestreckt denkt, so kann man sich eine Vorstellung machen von der Lage des Kopulationsorganes der meisten placentalen Säuger. **D** Mensch. *a* bezeichnet After, *b* Becken. **E** Schematischer Längsschnitt durch die Kloake etc. eines Säugetierfetus. *al* Allantoisstiel, *bl* Blase, *cl* Kloake, *d* Darm, *p* Penis, *s* Samenleiter, *u* Urogenitalkanal.

ausbildete, und dass sich die Samenrinne zu einer Röhre mit vorderer und hinterer Öffnung geschlossen hätte. In die vordere Öffnung mündet die sackförmige Ausstülpung, die hintere mündet an der Spitze des Penis.

Bei den **Marsupialiern** ist der hintere Kloakenabschnitt rückgebildet, so dass die Öffnung der Penisscheide nicht mehr in der Kloakenwand, sondern an der Körperoberfläche unterhalb des Afters liegt (Fig. 411 **A**). Ferner hat sich die Öffnung des Urogenitalkanales in die Kloake geschlossen, so dass jetzt Harn und Samen durch die Samenröhre, welche sich mit dem Urogenitalkanal ganz von der Kloakenwand abgelöst hat, fliessen muss. Urogenitalkanal und Samenröhre bilden jetzt einen kontinuierlichen Schlauch. Das Corpus fibrosum ist paarig und kavernöser Natur, wie auch die Wandung der Samenröhre kavernös ist.

Bei den weiblichen Beuteltieren findet sich kurz vor der Schwanzwurzel eine mehr oder weniger scharf begrenzte Erhöhung, die man als Kloakenhügel (van den Broek) bezeichnen kann. Sie ist kaudalwärts oder mehr ventralwärts gerichtet, je nachdem sie mehr oder weniger vorspringt. Bei einigen Formen ragt die bilateral sich anlegende, mit der vorderen Kloakenwand fest verwachsene Klitoris aus der äusseren Kloakenöffnung hervor, und dies gilt namentlich für die Jugendstadien. Sie ist bald einfach, bald in zwei Hälften gespalten, und letzteres gilt auch für die Eichel verschiedener männlicher Marsupialier. Dabei kann jede Hälfte von dem gleichfalls geteilten Urogenitalkanal durchzogen sein, oder setzt sich der geteilte Kanal jederseits nur als Halbrinne auf jeder Eichelhälfte fort.

Bei Makropus giganteus scheint es nicht immer zur Entwickelung einer wirklichen Kloake zu kommen, doch kann es sich dabei um individuelle Variationen handeln.

Die Kloakenöffnung steht unter der Herrschaft eines doppelschichtigen Muskels. Zwischen beiden Schichten liegen die Rektaldrüsen, und ein M. ischio-cavernosus kann sich vom Kloakensphinkter abtrennen. Letzterer steht mit dem Sphincter marsupii in genetischem Zusammenhang, und beide Muskeln können direkt ineinander übergehen.

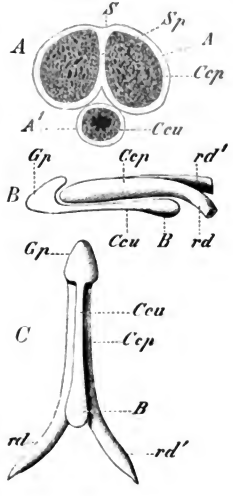
Ausser dem Sphincter cloacae besitzt die Kloake zwei glatte Muskeln, nämlich einen Retractor cloacae und einen M. rectocaudalis.

Von allen **höheren Mammalia** schliessen sich die Nager und Insektivoren im Bau ihres Begattungsapparates am nächsten den Marsupialiern an. Der Apparat liegt, soweit es sich um das Corpus fibrosum und die Samenröhre handelt, ganz ausserhalb des Beckens;

Digitized by Google

das Corpus fibrosum heftet sich aber mit seinem vorderen Ende (seiner Wurzel) durch straffes Bindegewebe an den Hinter- (Unter-) Rand beider Sitzbeine — eine Verbindung, welche bei den Marsupialiern fehlt; darin liegt der Hauptunterschied von den letzteren.

Schon in der Reihe der Nager (z. B. bei Coelogenys paca und noch mehr bei der Ratte) sieht man, wie sich die Öffnung der Penisscheide allmählich vom After entfernt, um an der Ventralseite des Körpers immer weiter kopfwärts zu wandern (Fig. 411 B). Von da aus bis zur gewöhnlichen Form des Kopulationsorgans der Eutheria ist nun kein weiter Weg mehr. Hier schaut die Penis-



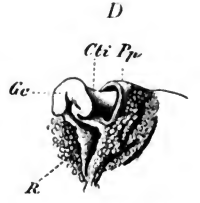


Fig. 412. Die Rute des Menschen, halbschematisch dargestellt. **A** Im Querschnitt. **B** Von der Seite. **C** Von der Ventralseite. **D** Clitoris von einem Affen (Cebus capucinus). *A* Tunica albuginea penis, A^1 Tunica albuginea urethrae, *Cep* Corpus cavernosum penis, *Ccu* Corpus cavernosum urethrae, das sich bei *Gp* zur Glans penis entwickelt und bei *B* eine Auftreibung (Bulbus) erzeugt, *Cli* Klitoris, *Gl* Glans clitoridis, *Pp* Praeputium clitoridis, *R* Rinne an der Ventralseite der Klitoris, welche in den Sinus urogenitalis hineinführt, *rd*, rd^1 Radices penis, resp. corpora cavernosa penis, *S* Sulcus dorsalis penis, *Sp* Septum zwischen den beiden Schwellkörpern des Penis.

öffnung ganz nach vorne (kopfwärts), und der Penis selbst liegt horizontal längs der Bauchseite (C).

Von dieser Form des gewöhnlichen Säugetierpenis ist wieder der „hängende" Penis der Primaten ableitbar[1]). Bei Affen ist übrigens noch die Hauptmasse des Peniszylinders mit der Bauchwand verwachsen (Fig. 411 C), und nur das Ende desselben hängt frei herab. Dies steigert sich beim Menschen gewaltig, indem der weitaus grösste Teil frei herabhängt (Fig. 411 D). Dazu kommt, dass infolge des aufrechten Ganges die Richtung der Penisspitze eine andere geworden ist: der Penis des Menschen ist bekanntlich im Ruhezustand kaudalwärts gerichtet. — Nur bei den mit „hängendem Penis" aus-

[1]) Über die ausserordentlich vielgestaltigen Begattungsorgane der Säuger handelt ausführlich U. Gerhardt (s. das Literaturverzeichnis).

Digitized by Google

gestatteten Säugetieren, wie z. B. beim Menschen, kann man von einer „Vorhaut" (Praeputium), d. h. von einer röhrenförmigen, doppelblätterigen Hülle der Eichel sprechen.

Die anfangs bei beiden Geschlechtern ganz gleichartig gestaltete Oberfläche der Glans penis, resp. clitoridis ist ursprünglich mit der Innenfläche des Praeputiums durch eine solide Epithelmasse verbunden. Dieselbe löst sich erst ziemlich spät, nämlich kurz vor oder erst nach der Geburt, mit welchem Vorgang dann das Auftreten eines eigentlichen Praeputialcavums verbunden ist. Die zuvor glatte Oberfläche bekommt Papillen und Vertiefungen, von denen einzelne sich zu Krypten (früher „Tyson'sche Drüsen" genannt) ausbilden. Die Klitoris behält mehr den embryonalen Charakter bei, da ihre Epithelien dem Verhornungsprozess fast gar nicht unterworfen sind, und ihre Papillen flach und niedrig bleiben. Bei beiden Geschlechtern finden sich im Praeputialcavum Talgdrüsen, die aber sehr grossen individuellen Schwankungen nach Grösse und Zahl unterliegen. (Vergl. Tandler und Dömeny.)

Bei den plazentalen Säugerembryonen (Fig. 411 E) steht der Urogenitalapparat mit der Kloake eine Zeitlang in offener Verbindung, und an deren ventraler Wand erhebt sich der später zum Penis, bezw. zu der Klitoris auswachsende „Genitalhöcker". Derselbe ist mit einer Samenrinne versehen (Reptilienstufe); später schliesst sich die Rinne zum Kanal (Monotremenstufe), und endlich wird der Ausgang des Urogenitalkanales in die Kloake abgeschlossen (Marsupialier und die übrigen Mammalia).

Jene im Bereich des Genitalhöckers liegende und zum Urogenitalsinus führende Rinne erhält sich entweder, wie beim weiblichen Geschlecht, zeitlebens (Fig. 412 D), oder sie wird zu einem Kanal abgeschlossen, wodurch der Sinus urogenitalis eine bedeutende, röhrenartige Verlängerung erfährt; im letzteren Fall, der in der Regel nur das männliche Geschlecht betrifft, entwickeln sich drei Schwellkörper, ein paariger, im Bereich des Geschlechtsgliedes, und ein unpaarer, der Harnröhre zugehöriger (Corpus cavernosum penis et urethrae). Im weiblichen Geschlecht wird der Schwellkörper der männlichen Urethra durch die, den Scheideneingang umgebenden, sogenannten Vorhofzwiebeln (Bulbi vestibuli) repräsentiert. Das weibliche Geschlechtsglied, die Klitoris, besitzt, wie beim Manne, zwei Corpora cavernosa (vergl. Fig. 410, 411 bei f und Fig. 412[1]).

Am vorderen Ende des Gliedes bildet sich die, starken formellen Schwankungen, bezw. verschiedenen funktionellen Anpassungen unterliegende, nicht selten mit allerlei Vorsprüngen oder auch mit Horn-

[1]) Die Schwellkörper des Penis und der Harnröhre sind von Muskeln (M. bulbo und ischio-cavernosus) überzogen, die, wie schon früher erwähnt (vergl. das Muskelsystem), aus einer Differenzierung des Kloakensphinkters hervorgehen. Ausser jenen Muskeln tritt aber bei verschiedenen Säugern, wie z. B. bei Marsupialiern, Insektivoren, Ungulaten und Cetaceen, noch ein vom Os pubis entspringender M. pubocavernosus auf, welcher einen M. levator penis darstellt. Auch ein M. retractor penis ist zu erwähnen. Dieser Muskel findet sich bei Säugern (Ungulaten, Cetaceen u. a.), deren grosser Penis nach seiner Erschlaffung in gekrümmter Lage in die Penistasche zurückgezogen werden muss. Er entspringt von den Schwanzwirbeln, umkreist den After und strahlt auf der Ventralfläche des Penis aus.

Digitized by Google

spitzen versehene Eichel (*Gp*) (Glans penis, resp. clitoridis), welche in einer Hautduplikatur, der Vorhaut (Praeputium), steckt und mit den sogenannten Wollustkörperchen, einer (besonderen Art von Tastkörperchen), versehen ist.

Die Rigidität des erigierten Kopulationsorganes kann noch dadurch gesteigert werden, dass sich innerhalb desselben, und zumal in der Eichel, ein Knochen (Penisknochen, Os priapi) bildet, der in den allermannigfachsten Form- und Grösseschwankungen als eine neue Erwerbung sehr vielen Säugetieren zukommt (Nager, Chiropteren, Pinnipedia, Carnivoren und Affen). Auch die Klitoris kann, besonders in den Fällen, wo sie stark entwickelt ist (Carnivoren, einige südamerikanische Affen), oder wo sie, wie bei manchen Insektivoren (Talpa, Sorex), zahlreichen Rodentia und Prosimiern, von der Urethra durchbohrt wird, ein dem Os penis entsprechendes Knorpelstück (Katze) oder Knochenstück (die übrigen oben angeführten Säuger) enthalten. Aus jener Durchbohrung der Klitoris resultiert eine vollkommene Trennung der Urethra vom Canalis urogenitalis, so dass also letzterer nur noch als Geschlechtskanal funktioniert und mit der Ableitung des Urins nichts mehr zu schaffen hat[1]).

Accessorische Geschlechtsdrüsen der Säugetiere.

Die accessorischen Geschlechtsdrüsen werden bei keiner einzigen Säugetiergruppe ganz vermisst, schwanken aber bei den verschiedenen Tiergruppen sehr bedeutend nach Vorkommen, Form und Volumen[2]). Sie haben durch M. Rauther, S. Grosz u. a. eine sehr gründliche Durcharbeitung erfahren, und ich werde die gewonnenen Resultate der folgenden Darstellung zugrunde legen. Wir unterscheiden:

I. Drüsen, die vom Samenleiter ihren Ursprung nehmen:
   a) Ampullendrüsen, welche einer ampullenartigen Erweiterung des Samenleiters aufsitzen, oder in dieselbe eingelagert sind;
   b) Samenleiterblasen (Vesiculae seminales autorum), welche gemeinsam mit dem Samenleiter, oder getrennt von diesem, im Ductus ejaculatorius ausmünden.

II. Drüsen, die vom Urogenitalkanal ihren Ursprung nehmen:
   a) Prostata (Glandulae prostaticae). Im allgemeinen nur dem männlichen Geschlecht zukommend.
   b) Harnröhrendrüsen (Glandulae urethrales). Meist beiden Geschlechtern zukommend.
      Sie lassen sich einteilen in:
      1. Zerstreute Urethraldrüsen;

[1]) Bei Walen, wo die Rute in postembryonaler Zeit in das Innere der Leibeshöhle eingestülpt wird, findet sich kein Penisknochen. Auch eine Glans penis im Sinne der übrigen Mammalia ist nicht vorhanden, und dies gilt auch für Halmaturus, Bos und Felis. Bei den Feliden ist der Penisknochen rudimentär.

[2]) Hinsichtlich der feineren Struktur herrschen bedeutende Unterschiede zwischen den ruhenden und tätigen Drüsen, bezw. zwischen ruhender Geschlechtstätigkeit und Brunstzeit.

Digitized by Google

2. Glandula bulbourethralis (Cowper'sche Drüse). Morphologisch individualisierte und streng lokalisierte Drüsenmassen.

III. Drüsen der äusseren Geschlechtswerkzeuge und der Inguinalregion. Sie nehmen ihren Ursprung von der Epidermis. (Praeputial- und Inguinaldrüsen.) In dieselbe Kategorie gehören auch die Analdrüsen.

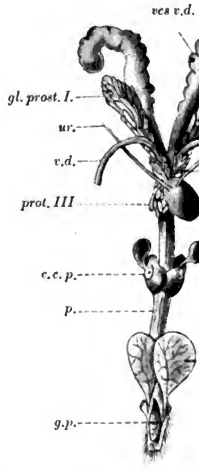


Fig. 413. Drüsen des männlichen Urogenitalapparates von Mus musculus. Nach M. Rauther. (Der untere, hintere Teil der Prostata (II) konnte, da er auf der abgekehrten Seite liegt, nicht mit dargestellt werden) 2:1. *c.c.p.* Corpus cavernosum penis, *gl.amp.* Glandulae ampullarum duct. deferent., *gl.coup.* Glandulae Cowperi s. bulbourethrales, *g.p.* Glans penis, durch Aufschlitzen der Vorhaut sichtbar gemacht, *gl.praep.* Glans praeputiales, *gl.prost. I., III.* Glandulae prostaticae, *ur.* Ureter, *v.d.* Vas (Ductus) deferens, *ves.ur.* Vesica urinaria, *ves.v.d.* Vesicula vasis (Ductus) deferentis.

Die Ampullendrüsen stellen in der Regel nur lakunen- oder schlauchartig erweiterte Ausstülpungen des zur „Ampulle" ausgedehnten distalen Abschnittes des Ductus deferens dar. Sie zeigen eine sehr unregelmässige Verbreitung und können auch ganz fehlen, wie z. B. unter den Insektivoren, beim Igel, Maulwurf u. a., während sie bei Sorex vorhanden sind. Von den Paarhufern besitzen sie nur die Wiederkäuer, von den Raubtieren nur die Marder und Bären. Allgemein verbreitet erscheinen sie bei den Nagern, woselbst sie ein Konvolut länglicher, freiliegender, verästelter Schläuche darstellen können, welche sich, durch Bindegewebe vereinigt, an die Wand des Samenleiters anheften und sich in einen einzigen Ausführungsgang vereinigen (Mäuse, Ratten, Hamster, Eichhörnchen). Bei den übrigen Nagern wird die Wand und der Samenleiter von ihnen nicht überschritten, bei Marsupialiern werden die Ampullendrüsen ganz vermisst.

Die Samenleiterblasen (Vesiculae seminales aut.) sind meist umfangreich, sack- oder schlauchförmig. Sie finden sich ausser bei gewissen Nagern, Insektivoren und Fledermäusen nur bei Sirenen, Rüsselträgern, Ungulaten und Primaten. Besonders stattlich entwickelt sind sie bei Rüsselträgern und Ungulaten, speziell bei Unpaarhufern. Bei Carnivoren werden sie vermisst. Stets vereinigen sie sich jederseits mit dem distalen Ende des Samenleiters zu einem Ductus ejaculatorius.

Digitized by Google

Beide Ductus ejaculatorii können verschmelzen und mit einer einzigen gemeinsamen Öffnung in den Canalis urogenitalis ausmünden. Auch eine mehr oder weniger vollkommene Verschmelzung der Samenleiterblasen wird beobachtet (manche Nager und Chiropteren).

Die Vorsteherdrüsen (Glandulae prostaticae) entwickeln sich aus einer Einwucherung von der Wand des Canalis urogenitalis und sind in voller Ausbildung auf das männliche Geschlecht beschränkt, doch finden sich beim Weibe homologe Gebilde auf der Grenze zwischen Scheide und Scheidenvorhof. Stets von glatter Muskulatur umgeben sind die einzelnen Schläuche bei Nagern und Insektivoren, wo sie in zwei (Maulwurf) oder in drei (Mäuse, Igel) Paare mehr oder weniger scharf voneinander getrennter Portionen zerfallen können, meist nur durch lockeres Bindegewebe miteinander vereinigt. Die Vorsteherdrüsen fehlen nur den Monotremen, Marsupialiern, Edentaten und Cetaceen. Besonders kräftig ausgebildet sind sie bei Carnivoren und Primaten.

Im Innern der Prostata liegt eine kleine, unpaare Höhle, die sogen. Vesicula prostatica oder der Uterus masculinus, welcher sich in den Urogenitalkanal öffnet. Der Umfang scheint bei Säugetieren in sehr weiten Grenzen zu schwanken und zeigt wohl auch zahlreiche individuelle Verschiedenheiten. Genetisch ist das Organ auf eine Verschmelzung der distalen Enden der Müller'schen Gänge zurückzuführen und würde aus diesem Grunde passender als Vagina masculina bezeichnet werden. Bei Primaten, vielen Carnivoren und Insektivoren ist es nur von sehr geringem Umfang. Bei stärkerer Ausbildung (Ungulaten, einzelne Carnivoren und vermutlich Nager) handelt es sich um einen in zwei seitlichen Hörnern endigenden Kanal, wodurch der Uterus bicornis eben dieser Tiere im kleinen nachgeahmt wird.

Die Urethraldrüsen (Gl. urethrales) finden sich in Form mehr oder weniger zahlreicher, becher- oder schlauchförmiger Ausstülpungen der Harnröhrenschleimhaut (Littré'sche Drüsen des Menschen) und dürfen wohl als die Ausgangsform sämtlicher accessorischer Genitaldrüsen im engeren Sinne betrachtet werden. In Anpassung an besondere Verhältnisse können sie den Canalis urogenitalis in dichten, zusammenhängenden, grossen Massen umgeben (Muriden, Marsupialier, Schweine u. a.) In anderen Fällen, wie z. B. bei den Caniden, werden sie gänzlich vermisst.

Die Cowper'schen Drüsen (Gl. Gl. bulbo-urethrales) sind im Verein mit den Urethraldrüsen s. str. die phylogenetisch ältesten Drüsenanhänge des Urogenitalkanals und kommen mit wenigen Ausnahmen (Hund, Bär, Wassersäugetiere) allen Säugetieren zu. Sie finden sich oft zu mehreren Paaren angeordnet und werden beim weiblichen Geschlecht als Glandulae vestibulares majores oder als Bartholini'sche Drüsen bezeichnet.

Den Urethraldrüsen gegenüber zeichnen sich die Cowper'schen Drüsen durch ihre fest fixierte Lage aus; sie liegen stets ausserhalb der Harnröhrenmuskulatur, bisweilen selbst ausserhalb des Beckens und münden in der Regel mit einem mehr oder weniger

Digitized by Google

langen Ausführungsgang in den untersten Teil der Pars bulbosa urethrae.

Ferner sind sie charakterisiert durch eine Hülle quergestreifter Muskulatur, die entweder selbständig ist, oder mit dem M. bulboischio-cavernosus oder urethralis im Zusammenhang steht.

Die Praeputial-, Inguinal- und Analdrüsen sind sämtlich Oberhautgebilde, d. h. entweder modifizierte Talg- oder Schweissdrüsen und münden stets an der Hautoberfläche aus. Ihre Differenzierung schwankt in weiten Grenzen, und ihre Funktion besteht darin, die Haut in der Umgebung der Harnröhren- und Afteröffnung vor schädigenden Einflüssen der Exkretstoffe zu bewahren.

Die Inguinaldrüsen, und z. T. auch die Analdrüsen, haben durch die Produktion stark riechender Sekrete zweifellos gewisse Beziehungen zum Geschlechtsleben. Durch die Kastration wird die Ausbildung dieser Drüsen nicht beeinträchtigt.

Was die Bedeutung der übrigen accessorischen Geschlechtsdrüsen anbelangt, so muss dahingestellt bleiben, ob sie überall die gleiche ist. Eines scheint jedoch keinem Zweifel unterliegen zu können, nämlich, dass das Sekret der Gl. prostatica, der Ampullendrüsen und Samenleiterblasen von wichtigem Einfluss auf die Beweglichkeit und Lebensenergie der Spermatosomen und weiterhin auf die Befruchtungsfähigkeit des Samens ist.

Auf Grund dieser experimentell erhärteten Tatsache wird auch verständlich, dass grosse Fruchtbarkeit mit einer hohen Entwickelungsstufe der accessorischen Geschlechtsdrüsen zusammenfällt (Rodentia, Insektivora, Suidae, Felidae, Canidae). (Steinach.)

Ausser jener Aufgabe fällt den betr. Drüsen bei manchen Säugetieren, wie z. B. bei Nagern und Insektenfressern, noch eine andere zu. Ihr nach dem Erguss gerinnendes Sekret steht hier zur Bildung eines die Vagina pfropfartig verschliessenden und so die Befruchtung sichernden Gebildes („bouchon vaginal" der französischen Autoren) in wichtigen Beziehungen [1]).

Bei Vespertilioniden (Vesperugo noctula) kommt es sofort nach der Kopulation zu einer Rückbildung des Lumens des Canal. cervic. uteri, sowie zu einer Verhornung des Epithels. So entsteht unter Zuhilfekommen des Drüsensekrets und durch Bindegewebsneubildung ein Pfropf, welcher den Cervikalkanal verschliesst und so den sicheren Verschluss der Spermamasse im Uterus vom Herbst an bis zum nächsten Frühjahr garantiert. Dann erst erfolgt Ovulation und Befruchtung. Das Sperma kann auf diese Weise acht Monate lang im Uterus lebensfähig bleiben.

Bei der Familie der Hufeisennasen bleibt das Sperma in der Vagina liegen, umgeben von einer grossen Menge Sekret, das, wie bei Nagern u. a., aus den accessorischen Geschlechtsdrüsen des Männchens stammt. Auch wird das Plattenepithel der mächtig ausgedehnten Vagina zu lebhafter Wucherung angeregt; zur Atresie irgend eines Teiles des Genitalkanales kommt es aber nicht [1]).

---

[1]) Bei gewissen Gruppen der Nager (gewisse kleinere Mäusearten u. a.) bildet sich von der Epidermis aus ein in die Vagina einwuchernder Pfropf aus Epithel-

Digitized by Google

Zum Schlusse sei noch der die äussere Scham des menschlichen Weibes umgebenden „grossen Lippen" gedacht. Darunter versteht man fett- und drüsenreiche behaarte Hautfalten, welche, wie oben schon bei der Schilderung des Descensus testiculorum erwähnt wurde, den Skrotalanlagen homolog sind und welche sich andeutungsweise auch schon bei Halbaffen (Lemur varius und L. catta) und Affen finden (Hapale albicollis, iachus und rosalia, Cebus hypoleukos und Orang). Bei den meisten Affen bildet übrigens das auch dem Menschen zukommende, zweite Faltensystem, die Labia minora, die alleinige Begrenzung der Schamspalte. Die kleinen Lippen bilden ein starkes Praeputium, sowie ein Frenulum clitoridis und gehören entwickelungsgeschichtlich zum Geschlechtsglied, an dessen Unterfläche sie entstehen. Sie fallen also unter einen anderen morphologischen Gesichtspunkt als die Labia majora.

Nebennieren.

Die Schilderung der Nebennieren pflegt man in der Regel an diejenige des Urogenitalsystems anzuschliessen, erstens, weil sie bei verschiedenen Tiergruppen nahe topographische Beziehungen zu den Nieren besitzen, und zweitens, weil vielleicht auch entwickelungsgeschichtliche Beziehungen zum Urogenitalapparat bestehen. Ich sage ausdrücklich: vielleicht, denn Sicheres hierüber ist bis jetzt nicht bekannt, und alle darauf gerichteten Untersuchungen bedürfen, was die eventuell in Betracht kommende Vorniere und Urniere anbelangt, einer gründlichen Wiederholung[1]).

Man unterscheidet bei den Nebennieren zwei verschiedene Substanzen, die bei den höheren Vertebraten, in spezie bei den Säugetieren, als Mark- und Rindensubstanz bezeichnet werden. Beide unterscheiden sich nicht nur genetisch, sondern auch hinsichtlich ihrer Struktur. Während über die Herkunft der Marksubstanz (vergl. das Kapitel Sympathikus) von den noch auf indifferenter embryonaler Entwickelungsstufe stehenden Ganglienanlagen des sympathischen Grenzstranges (chromaffine, chromophile Zellen) kein Zweifel mehr bestehen kann[2]),

gewebe, welcher zur Kopulation und der Geburt in keiner Beziehung steht. Durch jenes einwuchernde Gewebe wird der Verschluss der Vagina während der sexuellen Inaktivität, der Schwangerschaft und der Laktation bei weitaus der grössten Zahl der Individuen ein so vollständiger, dass das weibliche Perineum genau dem männlichen gleicht.

[1]) Wiederholte Untersuchungen erscheinen umsomehr geboten, weil sekundäre Anlagerungen an die Urniere oder an die Keimleiste den Eindruck primärer Beziehungen zu diesen Organen hervorrufen und so zu Trugbildern führen können (H. Poll).

[2]) Bei dieser Anlage, welche zeitlich viel später erfolgt, als diejenige der Rindensubstanz, handelt es sich um allmähliche Ablösung von ursprünglich segmental angeordneten Ganglienzellengruppen, welche nach und nach ventralwärts wandern und entlang der Aorta gegen die nicht nervösen Teile des Organs vorrücken. Gewöhnlich ordnen sie sich dabei in einer oder in zwei Reihen an und legen sich, abgesehen vom vorderen Körperabschnitt, durchweg der medialen Seite des anderen Teiles der Nebenniere an. Zuweilen kommt es auch gar nicht zur Vereinigung, und in diesem Falle bleiben dann Gruppen von Nervenzellen, ähnlich wie die Suprarenalorgane der Selachier (s. später), an der dorsalen Seite der Urniere liegen. — In einzelnen Fällen erscheinen die sympathischen Zellen der Nebenniere durch einen kontinuierlichen Strang von hintereinander gereihten Zellen mit dem sympathischen Ganglion verbunden. In der Regel aber ist von einer derartigen Beziehung zwischen den beiden nichts zu erkennen. Dieser Darstellung habe ich die Erfahrungen Brauer's an Gymnophionen-Embryonen zugrunde gelegt.

Digitized by Google

herrschen über die Entwickelung der Rindensubstanz noch sehr verschiedene Auffassungen. Einige leiten sie vom perivaskulären Mesenchymgewebe des Coeloms (Bindegewebszellen), andere von segmental und bilateral-symmetrisch angeordneten Wucherungen des Coelomepithels ab[1]) und diese Auffassung trifft höchstwahrscheinlich das Richtige, ohne dass damit aber die Kardinalfrage nach der Urgeschichte des Organs gelöst wäre. Immerhin ist der ursprüngliche drüsige Bau der Rindensubstanz sehr beachtenswert, mögen genetische Beziehungen zum Urogenitalsystem bestehen oder nicht.

Aus dem Vorstehenden erhellt, dass das Organ, welches man als Nebenniere bezeichnet, nach der morphologischen, wie nach der genetischen Seite hin betrachtet, ein Doppelorgan darstellt, dessen primäre, aus dem Coelomepithel stammende Konstituentien, d. h. jene Bildungen, welche man bei niederen Wirbeltieren als **Interrenalorgan** bezeichnet, erst sekundäre Beziehungen zu dem erst später entstandenen, nervösen Bildungsmaterial, dem sogen. **Suprarenalorgan**, gewonnen haben. Die Richtigkeit dieser Auffassung geht auch aus dem Verhalten bei niederen Wirbeltieren hervor, bei welchen, wie z. B. bei den Fischen, die beiden Nebennieren-Komponenten noch getrennt bleiben, und woraus deutlich zu ersehen ist, dass das Inter- und Suprarenalorgan ursprünglich gar nichts miteinander zu schaffen haben.

I. Anamnia.

Cyklostomen.

Bei Petromyzonten[2]) lässt sich an der Nebenniere, deren Ausdehnung sich nicht nur auf den Rumpf beschränkt, sondern auch in der Gegend des Kopfes und des Schwanzes auftritt, das Inter- und das Suprarenalorgan unterscheiden.

Das Interrenalorgan des Rumpfes findet sich in Form mannigfach gestalteter Läppchen im Gebiet der beiden Venae cardi-

[1]) Diese Wucherungen sollen zwischen den Kardinalvenen und der Radix mesenterii in unmittelbarer Nachbarschaft der Trichter der Vor-, bezw. Urniere und der Anlagen der Geschlechtsorgane entstehen. Mit der fortschreitenden Segmentierung des Embryo setzen sich dieselben bis zum hinteren Körperende, d. h. bis zur Kloake hin, fort, schnüren sich dann in Form einzelner Zellhaufen völlig vom Epithel ab, rücken in der Richtung von vorne nach hinten medianwärts zusammen und erfahren, offenbar unter dem Einfluss der Kardinalvenen, eine dorsale Verlagerung. Dadurch kommen sie in den Winkel zwischen jenen Venen und die Aorta und später, nach der Vereinigung der beiden Venen, auf jede Seite der dorsalen Wand der Hohlvene zu liegen.

Diese Zusammenschiebung der Organe von beiden Seiten führt dann zur Bildung länglicher, grösserer Ballen, welche auf beiden Seiten verschieden gross sind und welche auch über- und ineinander verlagert werden können. Infolgedessen kommt es auch streckenweise über die Medianlinie hinweg zu grösseren, zusammenhängenden, scheinbar unpaaren und sehr verschieden breiten Haufen. Es mag dies z. T. auf selbständigen Wachstumsprozessen beruhen, der Hauptsache nach aber liegen die Wachstumsverhältnisse der umgebenden Bauchorgane, wie namentlich der grossen Venenstämme zugrunde.

Obige Schilderung bezieht sich auf das Verhalten bei Gymnophionen (Brauer).

[2]) Die obige Darstellung bezieht sich auf die Arbeit von E. Giacomini über Petromyzon marinus, allein auch die Verhältnisse bei Petromyzon Planeri und Ammocoetes stimmen damit im wesentlichen überein.

Digitized by Google

nales posteriores, in deren Wand es sich bis unmittelbar unter die endotheliale Intima vorschiebt. Die stärksten Anhäufungen trifft man in dem Fettgewebe zwischen der Aorta und den genannten Venen.

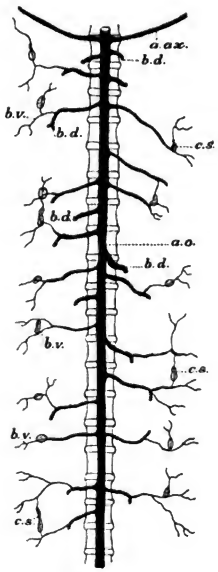


Fig. 414.

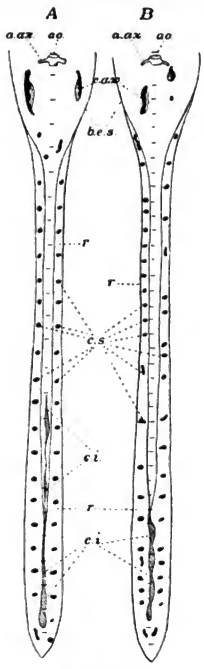


Fig. 415.

Fig. 414. Torpedo marmorata. Schematische Darstellung des Suprarenalorganes. Nach E. Grynfeldt. Vorderer Abschnitt der Aorta mit ihren Ästen. *a.o.* Aorta, *a.ax.* Arteria axillaris, *b.d.* dorsale Äste, *b.v.* ventrale Äste, *c.s.* Suprarenalkörper.

Fig. 415. Interrenal- und Suprarenalorgan der Squaliden. Nach E. Grynfeldt. **A** Mustelus laevis; **B** Centrina vulpecula, *ao* Aorta, *a.ax.* A. axillaris, *b.c.s.* Aussenrand des Kardinalvenen-Sinus, *c.ax.* das sogen. Axillarkörperchen, *c.i.* Interrenalkörperchen, *c.s.* Suprarenalkörperchen, *r.* Niere.

Auch auf den Nierengefässen kommen sie vor, und allerorts handelt es sich um verschieden geformte Zellen epithelialer Natur.

Das Suprarenalorgan des Rumpfes besteht ebenfalls aus Epithelgewebe, und zwar mit den charakteristischen Eigenschaften der

Digitized by Google

chromaffinen Zellen. Es erstreckt sich längs den aus der Aorta entspringenden Arteriae parietales, deren die Körperwände durchziehenden ventralen und dorsalen Verzweigungen folgend. Auch zwischen der Aorta und der jederseits angrenzenden Vena cardinalis wird es angetroffen, doch ist es immer am stärksten je an der Abgangsstelle einer Arteria parietalis angehäuft. Vom Lumen der V. cardinalis wird es ebenfalls nur durch die Endothelschicht getrennt und ragt deshalb bauchig in jenes vor. Die betreffenden Zellgruppen fügen sich da und dort, wie namentlich am Sinus venosus cordis, zu mannifaltig gestalteten Läppchen zusammen, welche denjenigen des Suprarenalorganes der Selachier und Amphibien ähnlich sind. An manchen Stellen drängen sich auch Elemente des Interrenalorgans zwischen sie ein, doch kommt es, wie es scheint, nirgends zu inniger Verbindung, d. h. zu keinem Zusammenfluss.

In der Regio caudalis folgen die Elemente des Inter- und Suprarenalorganes im wesentlichen der A. und V. caudalis.

In der Gegend des Kopfes trifft man nur noch das Suprarenalorgan, welches den Jugular- und Parietalgefässen entlang sich erstreckt. Im Gegensatz dazu findet sich im Bereich der Rudimente der Vorniere nur das Interrenalorgan, und zwar in ähnlicher Form, wie es sich an den Seiten der Kardinalvenen verbreitet.

Die Untersuchungen über Myxinoiden sind noch nicht so weit gefördert, dass befriedigende Resultate vorliegen. Nach E. Giacomini sollen bei Bdellostoma nur Suprarenal- aber keine Interrenalorgane vorkommen, und sowohl nach Verteilung im Leibesraum, als auch in struktureller Beziehung scheint es sich um grosse Abweichungen von den Verhältnissen der Petromyzonten und der übrigen Fische zu handeln.

In genetischer Hinsicht ist nichts bekannt.

Selachier.

Auch bei Selachiern bleiben Supra- und Interrenalorgane noch vollkommen voneinander getrennt, und was die ersteren betrifft, so erstrecken sie sich durch die ganze Länge der Leibeshöhle und zwar sitzen sie bei Acanthias, Mustelus und Galeus regelmässig in jedem Segment. Bei anderen Selachiern kommt es an manchen Körperstellen zu einem sekundären Zusammenfluss einzelner Körperchen, wodurch die Gesamtzahl verringert erscheint (Rochen) (Fig. 415).

Die Verbindung der Suprarenalkörperchen mit den Sympathikusganglien ist allerorts noch eine so innige, dass beide in der Regel überhaupt nicht deutlich voneinander zu trennen sind. Gleichwohl aber sind die Suprarenalkörperchen bei genauerer Untersuchung dadurch leicht zu erkennen, dass ihre enge sich berührenden und zu Strängen sich verbindenden chromaffinen Zellen durch eindringende Blutgefässe häufig in Läppchen zerspalten werden.

Die Interrenalkörperchen stellen im ausgebildeten Zustand häufig paarige, zuweilen aber auch unpaare Massen dar, die sich aus Zellröhren, Zellsträngen und Blutgefässen aufbauen, welche unter sich mehr oder weniger zusammenhängen können. Von einer metameren Anlage ist im erwachsenen Zustand nichts mehr nachzuweisen,

Digitized by Google

und ebensowenig bestehen Verbindungen mit den segmentalen Arterien und den Ganglien des Sympathikus.

Infolge der in die Zellen eingeschlossenen Fetttröpfchen zeigt das Organ eine gelbe Farbe und erinnert dadurch an die Nebenniere der Amphibien.

Ganoiden.

Bei den Sturionen liegen die Suprarenalorgane medianwärts von den hinteren Kardinalvenen und den Venae revehentes der Urnieren. Sie (— und dies gilt auch für die Interrenalorgane —) zeigen manches Übereinstimmende mit dem Verhalten bei Petromyzonten und Teleostiern. Eine Ausdehnung auf die Schwanzregion findet nicht statt.

Dipnoi.

Die Nebennieren der Dipnoër bedürfen dringend näherer Untersuchungen. Meine eigenen Erfahrungen hierüber erstrecken sich nur auf Protopterus, wo ich die Organe (Suprarenalorgane) im Jahre 1904[1]) nachgewiesen habe. Sie liegen dorsal- und z. T. auch etwas medianwärts von den hinteren Kardinalvenen, letzteren aufs engste angeschlossen. Näheres ist mir bis dato nicht bekannt.

Teleostier.

Suprarenal- und Interrenalorgane liegen hier häufig durcheinander zerstreut und sind, wie bei Ganoiden auf die Rumpfgegend beschränkt. Stets finden sich in ihrer Nachbarschaft lymphoide Zellen.

Die Suprarenalorgane sind, wie bei Petromyzonten, Ganoiden und Dipnoërn, der Wand der Kardinalvenen angeschlossen, und zwar zumeist der V. cardinalis dextra, welche die der linken Seite an Umfang weit übertrifft. Am zahlreichsten kommen sie in der Kopfpartie der genannten Gefässe vor und sind hier, wie auch anderwärts, derart in die Gefässwand eingebettet, dass sie sich gegen das Lumen, von welchem sie häufig nur noch durch das Endothel getrennt werden, hereindrängen. — Eine Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem ist bei erwachsenen Exemplaren (Anguilla, Esox, Tinca, Cyprinus, Leuciscus) nicht nachzuweisen. Bei Lophobranchiern soll eine solche bestehen (E. Giacomini).

Die Interrenalorgane der Teleostier sind verschieden gross, von weisslicher oder gelblicher Farbe. Sie liegen bald auf der ventralen, bald auf der dorsalen Fläche der Niere, und zwar in der Regel im mittleren oder hinteren Drittel des Organs. Sie sind meistens paarig, selten jedoch in beiden Nieren symmetrisch angeordnet und erscheinen, von einer fibrösen Kapsel umgeben, mehr oder weniger in die Nierensubstanz eingelagert. Das Innere besteht aus einem Gerüstwerk von Zellbalken, zwischen welchen Lymph- und Blutgefässe verlaufen. Die ganze Gewebsmasse wird von zahlreichen Septa durchzogen, welche von der bindegewebigen Kapsel einstrahlen.

[1]) Vergl. Wiedersheim: Über das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoërn. Zool. Jahrb. Suppl. VII. Festschr. für A. Weismann.

Digitized by Google

Amphibien.

Bei Amphibien sind die Interrenal- und die Suprarenalorgane zum erstenmal in der Vertebraten-Reihe miteinander vereinigt. Das Verhalten bei den einzelnen Gruppen gestaltet sich folgendermassen.

Urodelen[1]). Die Nebennieren liegen ihrer Hauptmasse nach rechts und links von der Medianlinie auf dem medialen Rand der Urniere, von welcher sie sich durch ihre ocker- oder goldgelbe Farbe deutlich abheben. Sie erscheinen als zwei geradlinig verlaufende Serien unregelmässig verlaufender Läppchen, welche sich von der Herzgegend bis zum Hinterende des Rumpfes erstrecken und welche ihre grösste Entwickelung, bezw. Breite im Bereich des mittleren Abschnittes der Urniere besitzen. Zwischen ihnen und den Venae revehentes bestehen ausserordentlich innige Lagebeziehungen und dies gilt in manchen Fällen auch für die V. cava, sowie für deren Fortsetzung, die V. caudalis. Überhaupt ist auch hier wieder auf die nahen Lage-Beziehungen zu verweisen, welche zwischen der Nebenniere und den Vv. cardinales ab origine bestehen.

Anuren. Hier liegen die Nebennieren in der Regel auf der ventralen Seite der Urniere, und zwar mehr oder weniger gegen deren lateralen Rand zu in Form eines ununterbrochenen, lebhaft gelben Streifens, welcher das kaudale Nierenende nicht ganz erreicht. Der Streifen verläuft nicht gerade, sondern macht mannigfache Ausbuchtungen und pfeilerartige Ausläufer, welche in Zahl und innigster Anlagerung den Venae revehentes folgen. Mit der Lupe betrachtet löst sich die gelbe Masse in eine Menge von Läppchen auf, welche, zu Strängen angeordnet, ein vielfach verzweigtes Netzwerk erzeugen, in dessen Maschen die obengenannten Venen wie eingegossen erscheinen. Nicht selten stehen auch einzelne Läppchen mit der ventralen Wand der V. cava in Verbindung.

Bei Bombinator igneus liegen die Nebennieren, ähnlich wie bei Urodelen, mehr am medialen Nierenrand.

II. Amnioten.

Bei den Amnioten macht die bereits bei Amphibien angebahnte räumliche Beschränkung der Nebenniere noch bedeutende Fortschritte. Das Organ stellt nämlich auf jeder Seite eine mehr einheitliche, in sich abgeschlossene Masse dar, in welcher die Inter- und Suprarenalsubstanz stets miteinander vereinigt sind; während aber die Organe bei den Sauropsiden (Fig. 394 †) als eine goldgelbe, längliche, glattrandige, oder auch gelappte Masse in unmittelbarer Nachbarschaft der keimbereitenden Drüsen getroffen werden, befinden sie sich bei Säugern, wo sie in einer gewissen Entwickelungsperiode sehr voluminöse Körper[2])

[1]) Die Perennibranchiaten und Derotremen harren noch eingehender Studien und sind bei obiger Schilderung nicht berücksichtigt.

[2]) Beim menschlichen Fetus sind sie ungleich mächtigere Organe als bei den Säugetieren. Ja es gibt ein Fetalstadium, wo die Nieren von den Nebennieren an Grösse sogar übertroffen werden können.

Digitized by Google

darstellen, in engster Verbindung mit den Nieren (Fig. 416 *N*, *N*), und diesen Lagebeziehungen verdanken sie auch ihren Namen.

Wie überall in der ganzen Wirbeltierreihe, so zeigen auch die Nebennieren der Amnioten charakteristische enge Lagebeziehungen zu den grossen Gefässstämmen der Bauchhöhle.

Wenn nun aber auch eine Vereinigung beider Komponenten bei Amnioten existiert, so ist doch zu betonen, dass von typischen Lagebeziehungen derselben zueinander bei Sauropsiden noch keine Rede ist. Es handelt sich vielmehr, wie z. B. bei Vögeln, nur um eine, wie es scheint, regellose Durchflechtung der Suprarenal- und Interrenalelemente.

Typische Lagebeziehungen beider Substanzen zu einander finden sich erst bei Säugetieren, und zwar derart, dass jetzt, wie schon oben bemerkt wurde, die Interrenalsubstanz als Rindenschicht das Suprarenalorgan als Markschicht mantelartig umhüllt.

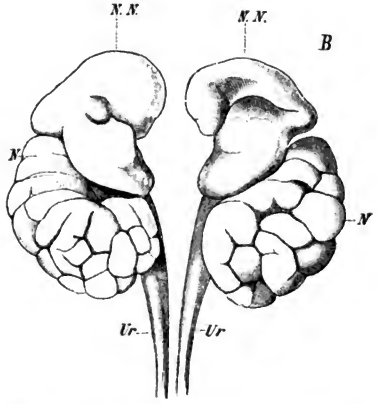


Fig. 416. Beide Nieren und Nebennieren eines menschlichen Embryos. Ventrale Ansicht. *N* Nieren, in Lappen zerfallend, *NN*, *NN* Nebennieren, *Ur*, *Ur* Ureteren.

Ferner ist für die Säuger-Nebenniere die reichliche Versorgung mit Pigment, Lymph- und Blutgefässen charakteristisch, allein zu einem Pfortaderkreislauf, wie er in der Nebenniere der Amphibien und Sauropsiden existiert, kommt es nicht.

In formeller Beziehung herrschen bei der Nebenniere der Säuger die allergrössten Verschiedenheiten, und es lassen sich die bald kompakteren, bald mehr platten, gelappten und häufig asymmetrischen Organe zu keinem einheitlichen Bilde vereinigen.

Was nun die Funktion der Nebenniere anbelangt, so ist sie für den Gesamtkörper, wie die Erfahrungen bei Säugetieren gezeigt haben, von grosser Bedeutung. Sie kann doppelter Natur sein: ent-

Digitized by Google

weder handelt es sich um Zerstörung von Produkten, die, beim Stoffwechsel entstehend, durch ihre Ansammlung auf den Körper eine giftige Wirkung ausüben würden, oder die Nebennieren bilden eine spezifisch wirkende Substanz, welche an das Blut, bezw. an den Lymphstrom abgegeben wird. Dieser Stoff (Suprarenin oder Adrenalin) ist bekannt, und Experimente haben gezeigt, dass er von Einfluss ist auf die Herzaktion, die Steigerung des Blutdruckes und auf die Kontraktion der Gefässmuskulatur. Zufuhr von Nebennierenextrakt in grösserer Menge, namentlich bei intravenöser Injektion, wirkt vergiftend und kann den Tod herbeiführen.

Das Adrenalin scheint in den Zellen der Marksubstanz in Form von Körnchen erzeugt und von hier aus in die intrazellulären Gänge abgegeben zu werden. Mit letzteren stehen Lymphbahnen in Verbindung, und mittelst dieser gelangt die Substanz schliesslich in den Blutstrom. Die Marksubstanz der Nebenniere ist also eine Drüse mit innerer Sekretion.

Ganz anders steht es mit der Frage nach der physiologischen Aufgabe der Rindensubstanz. Dass es sich hierbei um chemische und funktionelle Verschiedenheiten von der Marksubstanz handelt, kann als sicher gelten, allein dieselben mit Sicherheit zu erkennen, stösst schon deshalb auf grosse Schwierigkeiten, weil die Rindensubstanz, das Interrenalorgan, keinen durch die ganze Wirbeltierreihe so einheitlichen Charakter bewahrt, wie die Marksubstanz. Sie zeigt vielmehr auf Grund verschiedener, phylogenetischer Entwickelungsstufen, sowie durch die Tendenz sich zu lokalisieren, d. h. auf einen kleineren Raum zu konzentrieren, sekundäre, kompliziertere Funktionen, und es muss vorläufig dahin gestellt bleiben, ob speziell ihr die oben erwähnte Aufgabe, Giftstoffe zu neutralisieren, zukommt (C. Ciaccio).

Zum Schlusse seien noch die sogenannten „accessorischen" oder „versprengten Nebennieren" erwähnt, welche als mannigfache Zellnester chromaffiner Natur bei allen Vertebraten über das ganze System des N. sympathicus und der Gefässe zerstreut sind, und deren schon bei der Schilderung des sympathischen Nervensystems Erwähnung geschah. Dahin gehören auch zwei von Zuckerkandl unter dem Namen „Nebenorgane des Sympathikus" beim Menschen beschriebene Körper, welche in ihrem äusseren Habitus an Lymphdrüsen erinnern und vor der Bauchaorta, jederseits von der Arteria mesenterica inferior, ihre Lage haben. Ihr Extrakt besitzt dieselbe blutdrucksteigernde Eigenschaft wie die Marksubstanz der Nebenniere, und zweifellos kommt diese physiologische Eigenschaft sämtlichen chromaffinen Zellen zu.

Stets handelt es sich dabei um eine hochwichtige, auf die mannigfachsten Organe und Organsysteme gerichtete, regulierende Kraft, bei deren Betätigung wohl das ganze sympathische Nervensystem mit in Betracht kommt.

Digitized by Google

Rückblick.

Die Anlage des aus mesodermalem Bildungsmaterial hervorgehenden Urogenitalapparates erfolgt, soweit es sich dabei um Harnorgane und die keimleitenden Wege der Geschlechtsorgane handelt, bei allen Vertebraten an der Stelle, wo die Ursegmente des embryonalen Körpers in die unsegmentierten Seitenplatten übergehen.

Das älteste und primitivste Exkretionsorgan der Vertebraten ist die Vorniere (Pronephros), welche wohl früher eine grössere Ausdehnung besass als heutzutage, wo sie sich in der Regel auf den vorderen, hinter dem Kopf gelegenen Rumpfabschnitt beschränkt. Zunächst entsteht eine Reihe, quer zur Körperlängsachse verlaufender Kanälchen, welche durch trichterartige Öffnungen (Nephrostomen) mit dem Coelom in Verbindung stehen, während sich ihre der äusseren Körperwand zugekehrten Enden in einen Sammelgang (Vornierengang) einsenken. Dieser wächst kaudalwärts, bricht sekundär in die Kloake durch und dient zur Abfuhr des Vornierenexkretes. Für die dabei in Betracht kommende Wasserausscheidung (Filtration) dient ein in der sich vorbauchenden Leibeswand entstehender Gefässknäuel (Glomerulus).

Während nun die Vorniere selbst in der Regel nur von transitorischer Bedeutung ist, d. h. in nachembryonaler Zeit wieder verschwindet, persistiert ihr Ausführungsgang bei allen Vertebraten, geht aber zugleich hochgradige Umbildungen ein. Diese sind eng geknüpft an das Auftreten eines zweiten, ungleich umfangreicheren Exkretionssystems, das man als Urniere (Mesonephros) oder als Wolff'schen Körper bezeichnet, und das, ontogenetisch später auftretend, die allmählich schwindende Vorniere zu ersetzen berufen ist. Der Vornierengang wird zum Urnieren- oder Wolff'schen Gang.

Ob Vorniere und Urniere unter einen und denselben morphologischen Gesichtspunkt fallen, oder ob, was ich aus genetischen Gründen für wahrscheinlicher halte, die Urniere eine Bildung eigener Art darstellt, ist noch Gegenstand der Kontroverse. Eines aber steht jedenfalls fest, nämlich die grosse Übereinstimmung beider Harndrüsen hinsichtlich ihrer Struktur, segmentalen Anlage, Verbindungen durch Nephrostomen mit der Leibeshöhle und ihres Verhaltens zum Gefässsystem (Glomerulus).

Das dritte, für die Amnioten charakteristische Nierensystem, die definitive oder Nachniere, stellt der Urniere gegenüber bezüglich des Bildungsmaterials kein neues, genetisch verschiedenes Organ dar. Es handelt sich vielmehr dabei nur um eine topographisch verschiedene Materialverwendung. Das „nephrogene Blastem" ist für beide Nierensysteme ein und dasselbe.

Die bei Sauropsiden noch langgestreckte, formell noch der Urniere ähnliche Nachniere, nimmt bei den Säugetieren eine mehr kompakte, rundlichere Gestalt ein. Ihr Ausführungsgang, der Ureter, ist zusamt den Sammelgängen der Nachniere aus einer Ausstülpung des Urnierenganges (distales Ende) hervorgegangen zu denken.

Während die Urniere bei der Mehrzahl der Fische lediglich als Harnsystem bestehen bleibt, geht sie bei Selachiern, Ganoiden, Dipnoërn, Urodelen und sämtlichen Amnioten gewisse Beziehungen

Digitized by Google

zum Geschlechtsapparat ein, persistiert aber im übrigen entweder als bleibendes Harnsystem, oder sie erfährt bedeutende Reduktionen (Amnioten).

Jene Beziehungen zum Geschlechtsapparat erhalten bei männlichen Tieren dadurch eine höhere Bedeutung, dass hier ein Abschnitt der Urniere zum ganzen Nebenhoden, oder doch wenigstens zu einem Teil desselben wird. Beim weiblichen Geschlecht entsteht daraus der physiologisch bedeutungslose, ein rudimentäres Organ darstellende Nebeneierstock und andere Gebilde von untergeordneter Bedeutung.

Während wir uns das Verhalten der Cyklostomen und gewisser anderer Fische, bei welchen die Sexualprodukte einfach in die Bauchhöhle fallen, um von hier aus durch die Pori abdominales entleert zu werden, als das Ursprüngliche vorzustellen haben, kommt es bei weitaus der grössten Mehrzahl der Wirbeltiere zu besonderen, ausleitenden Geschlechtskanälen.

So übernimmt der ursprünglich lediglich als Ausführungsgang der Urniere fungierende, primitive Urnierengang nun auch die Ausführung der männlichen Geschlechtsprodukte und wird auf Grund dieser doppelten physiologischen Aufgabe zum sogen. Harnsamenleiter (Selachier, Ganoiden, Dipnoër, Urodelen). Beim weiblichen Geschlecht fungiert als Ausleitungsweg der Keimzellen der sogen. Müller'sche Gang, welcher bei höheren Formen in einem gewissen Abschnitte seines Verlaufes auch als Fruchthälter (Uterus) und in seinem distalen Abschnitt als Vagina bezeichnet wird (Physiologische Arbeitsteilung).

Die ursprünglich paarige Anlage der weiblichen Geschlechtswege persistiert bei niederen Säugern, wie namentlich bei den Marsupialiern, zeitlebens, und bei letzteren spielt der von den Monotremen vererbte, zur Aufnahme des noch unreifen Jungen bestimmte Beutel, das Marsupium, eine wichtige Rolle. Auch bei andern Säugern, wie z. B. bei Prosimiern, ist dasselbe noch in mehr oder weniger deutlichen Spuren nachweisbar.

Bei allen Amnioten dient der sekundäre Urnierengang in Form des sogen. Ductus (Vas) deferens nur zur Ausführung des Samens, während der Harn durch den Ureter abfliesst.

Obgleich nun, wie oben schon angedeutet, bei jedem Geschlecht immer nur je einer der beiden Geschlechtskanäle zu grösserer physiologischer Bedeutung gelangt, so legen sich doch in embryonaler Zeit beide an; bald aber beginnt der eine sich rückzubilden, und dies gilt beim weiblichen Geschlecht für den Urnieren-, beim männlichen für den Müller'schen Gang.

Bei den meisten unter den Marsupialiern stehenden Wirbeltieren besteht eine Kloake, d. h. ein Hohlraum, in welchen sowohl die Ausführungsgänge des Urogenitalsystems, als der Enddarm einmünden. Bei allen höheren Säugetieren stellt die Kloake nur einen vorübergehenden Entwickelungszustand dar, insofern sich der Enddarm davon abspaltet und eine selbständige Ausmündung erhält. Hand in Hand damit geht ein anderer wichtiger Prozess, der zur Bildung einer die einmündenden Ureteren aufnehmenden Harnblase, sowie einer Harnröhre (Urethra) und eines Mittelfleisches (Perineum) führt. Während nun die Harnröhre beim weiblichen Geschlecht in der Regel schon nach kurzem Laufe zur Ausmündung gelangt, gewinnt sie beim

Digitized by Google

männlichen Geschlecht eine grössere Länge, verbindet sich mit dem Zeugungsglied und führt dadurch, als Ausführungsweg der Geschlechtsstoffe wie des Harns, zur Bildung eines röhrenartig verlängerten Sinus urogenitalis.

Was die männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte, den Samen und die Eier betrifft, so entstehen sie beide aus dem sogen. Keimepithel, d. h. aus einer in bestimmter Weise differenzierten Strecke der epithelialen Auskleidung des Leibesraumes (Coelomepithel). Dasselbe gilt auch für die als Nährmaterial dienenden, in nächster Nähe der Geschlechtszellen liegenden, zelligen Elemente.

Während nun die Geschlechtsdrüsen bezüglich ihres Locus nascendi bei beiden Geschlechtern im wesentlichen übereinstimmen, kommt es bei Säugetieren gegen das Ende der Fetalperiode hin zu einer mehr oder weniger weit gegen das Becken zu gerichteten Lageverschiebung derselben. Ja, letztere kann beim männlichen Geschlecht soweit gedeihen, dass die vordere Bauchwand von ihnen durchsetzt wird, und die Hoden in einen beutelartigen Anhang derselben (Scrotum) zu liegen kommen. Eine befriedigende Erklärung für das Zustandekommen dieses Vorganges erscheint bis dato nicht möglich.

Neben den sogenannten inneren Geschlechtsorganen sind nun auch noch die äusseren Geschlechtsteile, resp. die Begattungs- oder Kopulationsorgane zu berücksichtigen.

Letztere stellen in der Vertebratenreihe durchaus keine unter sich homologen Gebilde dar. Abgesehen von dem in vieler Hinsicht noch dunklen Organ der Petromyzonten und dem Kopulationsglied der Selachier kann man füglich behaupten, dass ein richtiges, selbständiges, äusseres Begattungsorgan erst von den Reptilien an auftritt. Von hier an erscheint also eine innere Begattung ungleich gesicherter, wenn sie auch schon bei vielen Amphibien (Urodelen), welchen eigentliche Begattungsorgane fehlen, mit Sicherheit angenommen werden darf.

Während den Sauriern, Scinken, Amphisbänen und den mit den erstern stammverwandten Schlangen ein doppeltes, ausstülpbares, unter der Herrschaft einer komplizierten Muskulatur stehendes Kopulationsorgan zukommt, ist das unpaare Organ der Chelonier und Krokodilier wahrscheinlich nur wenig ausstülpungsfähig, besitzt aber wohl ausgebildete, von der Kloakenschleimhaut überzogene Schwellkörper. Bei den Vögeln ist das Auftreten äusserer, gut entwickelter Begattungsorgane nur auf wenige Gruppen beschränkt, und dieselben lassen sich (bei den Ratiten wenigstens) von denjenigen der Krokodilier und Chelonier ableiten.

Bei den Säugetieren finden sich gut entwickelte Begattungsorgane in allgemeinster Verbreitung, und zwar sind sie, wie dies auch schon für die Reptilien gilt, bei beiden Geschlechtern nach einem und demselben Typus gebaut. Beim weiblichen Geschlecht erreichen sie nie die Grössenverhältnisse, wie beim männlichen.

Zwischenglieder, welche die Begattungsorgane der Reptilien mit denjenigen der Säuger verknüpfen, sind nicht bekannt.

Bei den Mammalia entwickeln sich die Kopulationsorgane unter der Form eines an der vorderen Kloakenlippe hervorwachsenden, ursprünglich paarigen Genitalhöckers, der dann, unter Zuhilfekommen von Schwellkörpern, zum Schaft des Penis und der Klitoris auswächst. Am vorderen Ende differenziert sich die nervenreiche, von der Vor-

Digitized by Google

haut überzogene Eichel, und auf der Spitze der letzteren mündet beim männlichen Geschlecht die Harnröhre, oder, wie man dem oben Mitgeteilten zufolge richtiger sagen würde, der röhrenartig verlängerte Urogenitalsinus aus. Auch beim weiblichen Geschlecht kann die Klitoris von der Harnröhre durchbohrt sein.

Die äusseren Begattungsorgane stehen, zumal bei den Säugetieren, unter der Herrschaft einer oft reich entwickelten Muskulatur und sind durch den Besitz zahlreicher, accessorischer Geschlechtsdrüsen charakterisiert.

Unter den Primaten kommt es beim weiblichen Geschlecht im Bereich der äusseren Genitalorgane zu Haut- und Schleimhaut-Duplikaturen, die man als Labia majora und als Labia minora bezeichnet.

Von diesen Gebilden, welche den Eingang der Vagina umsäumen, sind die Labia majora als später erworbene Bildungen zu betrachten als die Labia minora.

Die in phylogenetischer Hinsicht noch gänzlich dunklen Nebennieren entstammen ontogenetisch teils dem Coelomepithel, teils den Ganglienzellen des Sympathikus. Man unterscheidet beide Komponenten als Interrenal- und Suprarenalorgane. Bei sämtlichen Fischen und Dipnoërn bleiben beide noch voneinander getrennt und erstrecken sich in mehr oder weniger segmentaler Anordnung rechts und links von der Wirbelsäule durch das ganze Coelom hindurch.

Erst von den Amphibien an kommt es zur Vereinigung des Interrenal- und Suprarenalorganes, und dieser Zustand wird nun bis zu den höchsten Formen hinauf beibehalten, und zwar derart, dass das Suprarenalorgan als „Substantia medullaris“ bei Säugetieren von dem Interrenalorgan in Form der „Substantia corticalis“ umwachsen wird.

Dabei stellen die Gebilde jetzt mehr einheitliche, konzentriertere, in sich abgeschlossene Massen dar, und ihre topographischen Beziehungen zu den Nieren sind bemerkenswert. Diesem Umstand verdanken die „Nebennieren“ auch ihren Namen.

Ihr grosser Reichtum an Blut- und Lymphgefässen, sowie an Lymphfollikeln und Pigment spricht für eine wichtige, physiologische Funktion, welche für den Gesamtkörper von sehr grosser Bedeutung ist. Der von der Marksubstanz der Nebennieren in das Blut abgeschiedene Stoff (Adrenalin) ist von Einfluss auf die Herzaktion, die Steigerung des Blutdruckes und die Kontraktion der Gefässmuskulatur.

Digitized by Google

Anhang.

Literaturverzeichnis.

Allgemeine Werke über Ontogenie und Phylogenie.

von Bär, K. E., Über die Entwickelungsgeschichte der Tiere. Königsberg 1828—1837.

Balfour, F. M., Handbuch der vergl. Embryologie. Deutsch von B. Vetter. Jena 1881.

Beard, J., On Certain Problems of Vertebrate Embryology. Jena 1896.

van Beneden, E., und Julin, Ch., Recherches sur la formation des annexes fœtales chez les Mammifères. (Lapin et Cheiroptères.) Arch. de Biologie. Tome V. 1884.

Bischoff, Th., Entwickelungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1842.

Bonnet, R., Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin 1891.

Born, G., Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Leipzig 1897.

Dohrn, A., Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels. Leipzig 1875.

— — Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, 1882 begonnen; in Fortsetzung begriffen.

Duval, M., Atlas d'embryologie. Paris 1888.

Foster, M., und Balfour, F. M., Grundzüge der Entwickelungsgeschichte der Tiere. Deutsch von N. Kleinenberg. Leipzig 1876.

Fraise, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien. Kassel und Berlin 1885.

Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

Haddon, A., An Introduction to the Study of Embryology. London 1887.

Haeckel, E., Natürliche Schöpfungsgeschichte. 9. Aufl. 1897.

— — Studien zur Gastraeatheorie. Jena 1877, und Jenaische Zeitschrift VIII und IX, 1874 und 1875.

— — Anthropogenie. Leipzig 1891.

Häcker, V., Über das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile. Morphol. Beitr. zum Ausbau der Vererbungslehre. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XXXVII. Bd. N. F. XXX. 1902.

Handbuch der vergl. und experim. Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Herausg. von O. Hertwig 1901—1906.

Hertwig, O., Die Coelomtheorie. Jena 1891.

— — Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. VII. Aufl. 1902.

His, W., Unsere Körperform. Leipzig 1878.

— — Anatomie menschlicher Embryonen (mit Atlas). Leipzig 1880—1885.

— — Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Histol. Studien. Abhandlg. der mathem.-physik. Kl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XXVI, Nr. IV. 1900.

Keibel, F., Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. „Morphologische Arbeiten", herausgegeben von G. Schwalbe. I. T. III. 1893. II. T. V. 1895.

— — Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Schweines (Sus scrofa domesticus). Jena 1897.

Keibel, F., und Abraham, K., Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Huhns (Gallus domesticus). Jena 1900.

Digitized by Google

Keibel, F., Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Ceratodus Forsteri von Richard Semon. Jena 1901.
Keibel, F., Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbeltiere. Ergebnisse der Anat. u. Entwickelgesch. X. Bd. 1900.
Koelliker, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.
— — Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1880. II. Aufl. 1884. (vergl. O. Schultze).
Kollmann, J., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.
Korschelt, E., und Heider, K., Lehrbuch der vergl. Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. 1. Lief. 1. u. 2. Aufl. Jena 1902.
Lwoff, B., Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren. Bull. de Moscou 1894.
Mehnert, E., Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien. Morphol. Arbeiten, herausg. von G. Schwalbe. 1897.
Milnes-Marshall, Vertebrate Embryology. London 1893. Deutsche Ausg. 1894.
Peter, K., Normentafel zur Entwickelungsgeschichte der Zanneidechse (Lacerta agilis). Jena 1904.
Sedgwick-Minot, Ch., Human Embryology. New York 1892.
— — A Bibliography of Vertebrate Embryology. Boston 1892. (Enthält über 3000 Nummern.)
— — A Laboratory Text-Book of Embryology. Philadelphia 1903.
Rabl, C., Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. Bd. XV u. XIX. 1889, 1892.
Rathke, H., Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Leipzig 1861.
Remak, R., Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin 1850—1855.
Romiti, G., Lezioni di embriogenia umana e comparata dei vertebrati. Siena 1881, 1882, 1888.
Roux, W., Über die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Leipzig 1883.
— — Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883.
— — Beitr. z. Entwickelungsmechanik des Embryo. Nr. 4 Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX.
— — Die Entwickelungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. 1890.
— — Über das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. 1892.
Schenk, Lehrbuch der vergl. Embryologie der Wirbeltiere. Wien 1874.
Schultze, O., Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Bearbeitet unter Zugrundelegung der 2. Auflage des Grundrisses der Entwickelungsgeschichte von A. Koelliker. Leipzig 1896.
Selenka, E., Studien über die Entwickelungsgeschichte der Tiere. Heft V. 2. Hälfte: Affen Ostindiens, Schluss; Keimbildung des Kalong (Pteropus edulis); Dottersack und Placenta des Kalong, von R. Göhre. Wiesbaden 1892.
Heft I: Keimblätter und Primitivorgane der Maus. 1883. — Heft II: Die Keimblätter der Echinodermen. 1883. — Heft III: Die Blätterumkehrung im Ei der Nagetiere. 1884. — Heft IV: Das Opossum (Didelphys virginiana). 1887. — Bd. V. 1. Hälfte: Beutelfuchs und Känguruhratte (Phalangista und Hypsiprimnus); zur Entstehungsgeschichte des Amnion; des Kantjil (Tragulus javanicus); Affen Ostindiens. 1891.
— — Menschenaffen (Anthropomorphae), Studien über Entwickelung und Schädelbau. Nach dem Tode des Verfassers fortgesetzt von Strahl, Keibel, Walkhoff u. a.
Waldeyer, W., Archiblast und Parablast. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII.
Ziegler, H. Ernst, Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. 1888.
— — Experim. Studien über die Zellteilung. Erste Mitteil. I. Die Zerschnürung der Seeigeleier. II. Furchung ohne Chromosomen. Arch. für Entwickelungsmechanik der Organismen. VI. Bd. II. H. 1898.

Werke für vergleichende Anatomie im Allgemeinen und Schriften allgemein biologischen Inhalts.

Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. (Am vollständigsten durchgearbeitet sind die Amphibien und Reptilien von C. K. Hoffmann. Die Abteilung: Fische ist begonnen durch Hubrecht und Sagemehl, die der Vögel durch Selenka und Gadow, die der Säugetiere durch Giebel und Leche.)

Digitized by Google

Brühl, C. B., Zootomie aller Tierklassen. 1876—1886.
Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée. V. vol. Paris 1799—1805. Deutsch und mit Anmerkungen versehen von H. Froriep und J. F. Meckel. Leipzig 1809—1810. II. Aufl. des franz. Textes Paris 1835—1846.
Gaudry, A., Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques. 1878 ff.
Haeckel, E., Generelle Morphologie der Organismen. 2 Bde. Berlin 1866.
— — Systematische Phylogenie der Wirbeltiere (Vertebrata). Berlin 1895.
Huxley, T. H., Lectures on the elements of comparative anatomy. London 1864.
Leydig, F., Vom Bau des tierischen Körpers. I. Bd. I. Hälfte. Tübingen 1864. (Mit Atlas.)
— — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn 1883.
— — Zelle und Gewebe. Neue Beiträge zur Histologie des Tierkörpers. Bonn 1895.
Meckel, J. F., System der vergl. Anatomie. VI Bde. Halle 1821—1833 (unvollendet).
Milne-Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. XIV Bde. Paris 1857—1880.
Müller, J., Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845.
Weismann, A., Vorträge über Descendenztheorie, gehalten an der Universität Freiburg i. Br. 2 Bde. Jena 1902. II. Aufl. 1904.

Ikonographische Werke.

Lehr- und Handbücher der vergl. Anatomie und Paläontologie.

Bell, F., Jeffrey, Comparative Anatomy and Physiology. London 1885.
Blumenbach, Handbuch der vergl. Anatomie. 1824.
Carus, C. G., Lehrbuch der vergl. Zootomie. II Bde. Leipzig 1834.
Carus, C. G., und Otto, Erläuterungstafeln zur vergl. Anatomie. VIII Hefte. Leipzig 1826—1852.
Claus, C., Grundzüge der Zoologie. Marburg und Leipzig.
Cope, E. D., The Vertebrata of the tertiary formations of the West. Book I. (Report of the United States geolog. Survey of the Territories. Vol. III. Washington 1884.
— — The Origin of the fittest. New York 1887.
Ecker, A., Icones physiologicae. Leipzig 1852—1859.
Fol, H., Lehrbuch der vergl. mikrosk. Anatomie mit Einschluss der vergl. Histologie u. Histogenie. Leipzig 1884 (nicht vollendet).
Gegenbaur, C., Grundzüge der vergl. Anatomie. Leipzig 1870.
— — Grundriss der vergl. Anatomie. Leipzig 1878.
— — Vergl. Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. I. und II. Bd. Leipzig 1898 und 1901.
Hatschek, B., und Cori, C. J., Elementarkurs der Zootomie in 15 Vorlesungen. Jena 1896.
Howes, G. B., An Atlas of practical elementary Biology. London.
Huxley, T. H., Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Deutsch von Fr. Ratzel. Breslau 1873.
Kingsley, J. S., Text Book of Vertebrate Zoology. New York 1899.
Leydig, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt 1857. (Einziges Werk in seiner Art).
Macalister, A., Introduction to Animal Morpholgy. II. Band (Vertebrates). London 1878.
Milnes-Marshall, A., und Hurst, C. H., a junior Course of practical Zoology. II. Ed. London 1888.
Nuhn, A., Lehrb. der vergl. Anatomie. 1878.
Oppel, A., Lehrbuch der vergl. mikroskop. Anatomie der Wirbeltiere. I. Teil: Der Magen. II. Teil: Schlund und Darm. Jena 1896/97. III. Teil: Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber. 1900. IV. Teil (bearbeitet von R. Disselhorst): Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane. 1904. V. Teil bearbeitet von F. K. Studnička: Die Parietalorgane. VI. Teil; Atmungsapparat.
Owen, R., Anatomy of Vertebrates. Vol. I—III. London 1866—68.
Parker, T. J., A Course of Instruction in Zootomy (Vertebrates). London 1884.
— — Lessons in Elementary Biology. III. Ed. London 1896.
Parker, T. J., and Haswell, W., A Textbook of Zoology in II. Vol. London 1897.
Pouchet, G., et Beauregard, H., Traité d'Ostéologie comparée. Paris 1889.

Digitized by Google

Schmidt, O., Handbuch der vergl. Anatomie. VIII. Aufl. Jena 1882.
— — Handatlas der vergl. Anatomie. Jena 1852.
v. Siebold und Stannius, Lehrbuch der vergl. Anatomie. II Bde. Berlin 1845. Zweite Auflage als Lehrbuch der Zootomie. Bis jetzt nur Bd. I, Heft 1—2, Anatomie der Fische und Amphibien (Reptilien) enthaltend.
Steinmann, G., und Döderlein, L., Elemente der Paläontologie. 2. Aufl. Leipzig 1904.
Stricker, S., Handbuch der Lehre von den Geweben etc. Leipzig 1871. Enthält neben genauen histologischen Angaben auch wertvolle vergl.-anatomische Mitteilungen.
Vogt, C, und Yung, E., Lehrbuch d. prakt. vergleichenden Anatomie. Braunschweig 1883—94.
Wagner, R., Lehrbuch der Zootomie. II Bde. Leipzig 1843—48.
— — Icones zootomicae. Handatlas zur vergl. Anatomie. Leipzig 1841.
Wiedersheim, R., Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1886. Vergl. auch Elements of comparative Anatomy adapted from the German of R. Wiedersheim by W. N. Parker, with Additions by the anthor and the translator. London 1886. II. Aufl. 1897. Weitere Zusätze finden sich in der russischen, französischen und italienischen Ausgabe.
Woodward, A. S., Outlines of Vertebrate Palaeontology for Students of Zoology. Cambridge 1898.
Ziegler, H. E., Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902.
Zittel, K., Handbuch der Palaeontologie. München und Leipzig.

Periodisch erscheinende Schriften vergl.-anatomischen, embryologischen und histologischen Inhalts.

Abhandlungen und Monatsberichte der K. Prenss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin.
American Jonrnal of Anatomy. Erscheint seit 1901.
Anatomische Hefte, herausgeg. von F. Merkel und R. Bonnet.
Anatomischer Anzeiger, Centralblatt für die gesamte wissenschaftliche Anatomie. Herausgeg. von K. v. Bardeleben (Jena). Besteht seit 1886. (Enthält sehr wertvolle Literaturberichte.)
Arbeiten, Morphologische, herausgeg. von G. Schwalbe.
Archiv für Physiologie von J. C. Reil und Autenrieth. Fortsetzung desselben: Deutsches Archiv für Physiologie von J. F. Meckel, später: Archiv für Anatomie und Physiologie, von J. F. Meckel, dann: Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medizin von J. Müller, fortgesetzt von C. B Reichert und E. du Bois-Reymond, endlich als Archiv für Anatomie und Physiologie vereinigt mit der von W. His und W. Braune herausgegebenen Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte.
Archiv für Naturgeschichte, von Wiegmann, fortgesetzt von Erichson und Troschel, besteht seit 1835.
Archiv für mikroskopische Anatomie, herausgeg. von M. Schultze; nach seinem Tode fortges. von W. Waldeyer, La Valette St. George und O. Hertwig; besteht seit 1865. Seit 1894: „Archiv für mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgeschichte."
Archives Italiennes de Biologie, herausgegeben von A. Mosso, Turin.
Archivio italiano di Anatomia et di Embriologia. Diretto da G. Chiarugi (erscheint seit Januar 1902).
Archive de Biologie, herausgeg. von van Beneden und Bambeke, exist. seit 1880.
Archiv für patholog. Anatomie. (Enthält zahlreiche anatomische Beiträge.)
Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen, herausgegeben von W. Roux. (Besteht seit 1895.)
Annals and Magazine of Natnral history. (Besteht seit 1838.)
Annales (Mémoires) Archives du Muséum d'histoire naturelle. Paris. (Bestehen seit 1878.)
Annales des sciences naturelles. Paris. (Bestehen seit 1824.)
Biologisches Zentralblatt, Unter Mitwirkung von M. Rees und E. Selenka herausgegeben von J. Rosenthal (Erlangen). (Besteht seit 1881.)
Denkschriften und Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie zu Wien.
Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie, herausgegeben von W. Krause (Berlin). (Besteht seit 1884.)

Digitized by Google

Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Jena. (Besteht seit 1864.)
Journal of Anatomy and Physiology.
Journal de l'anatomie et de physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux (fondé par Charles Robin) publié par G. Pouchet et M. Duval.
Journal of the College of Science. Imp. University, Japan. (Besteht seit 1891.)
Journal of Comparative Neurology, herausgegeben von C. L. Herrick und C. Judson Herrick. (Besteht seit 1890.)
Journal of Morphology, ed. by C. O. Whitman. (Besteht seit 1887.)
Journal of the R. Microscop. Soc. London.
Mémoires de l'Académie des Sciences de l'institute de France. Paris.
Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Leipzig. (Bestehen seit 1878.)
Monitore Zoologico Italiano. Diretto da G. Chiarugi ed E. Ficalbi, Firenze.
Morphologisches Jahrbuch, herausgeg. von C. Gegenbaur. (Besteht seit 1876.) Nach G's. Tode fortgesetzt von G. Ruge.
Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae.
Philosophical Transactions of the Royal Society. London. (Bestehen seit 1801.)
Proceedings of the Zoological Society of London. London. (Bestehen seit 1830.)
Quart. Journal of Microscopical Science. London. (Besteht seit 1852.)
Retzius, G., Biologische Untersuchungen. N. F. (In Fortsetzung begriffen.)
Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München.
Studies from the Morphological Laboratory in the University of Cambridge. Edit. by Adam Sedgwick.
Transactions of the Zoological Society of London. (Bestehen seit 1833 und reichen bis 1855.)
Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft in Würzburg.
Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, herausgeg. von v. Siebold und Koelliker, später unter Beteiligung von Ehlers. (Besteht seit 1849.)
Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie, herausgeg. v. G. Schwalbe.
Zoologischer Anzeiger, herausgeg. von V. Carus. Leipzig. (Besteht seit 1878.)
Zoologische Jahrbücher, herausgeg. von J. W. Spengel. (Bestehen seit 1886.)

Jahresberichte.

Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet. (Bestehen seit 1891.)
Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie, als Fortsetzung der Henle-Meissner'schen Jahresberichte, herausgeg. von F. Hofmann und G. Schwalbe. (Exist. seit 1873.) (Fortgesetzt von G. Schwalbe.)
Zoologischer Jahresbericht, herausgeg. von der Zoologischen Station zu Neapel. (Exist. seit 1881.)

Verzeichnis auf einzelne Tiere und Tiergruppen, resp. auf einzelne Organsysteme sich erstreckender Arbeiten (Monographien etc.).

Fische und Dipnoër.

Agassiz, A., 1. The Development of Lepidosteus. Proc. Amer. Acad. of arts and sciences. Vol. XIII.
— — On the young stages of some osseous fishes. I. II. III. Development of the Flounders. Proc. Am. Acad. XIII, 1877 und ebendaselbst XIV, 1878 und XX, 1884.
Agassiz, A., and Whitman, C. O., The development of osseous fishes I. The pelagic stages of young fishes. Mem. of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XIV. Nr. I. part. 1. 1885.
Agassiz, L., Recherches sur les poissons fossiles. V vol. av. atlas 1833—1843.
Agassiz, L., et Vogt, C., Anatomie des Salmones. Neufchâtel 1845.
Ayers, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoër. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. N. F. XI. Bd. 1884.
Ayers, H., and Jackson, C. M., Morphology of the Myxinoidei. Bull. Cincinnati University. Ser. II. Vol. I, Bull. Nr. 1. Decbr. 1900.
Balfour, F. M., A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

Digitized by Google

Balfour, F. M., and Parker, W. N., On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. Trans. of the Royal Society. 1882.

Ballowitz, E., Die Innervation der Chromatophoren etc. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der VII. Versammlung der Anat. Gesellsch. zu Göttingen. 1893. (Ebendaselbst behandelten gleiche und verwandte Themata: Eberth und Zimmermann.)

Bischoff, Th., Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840.

Bujor, P., Contribution à l'étude de la Métamorphose de l'Ammocoetes branchialis en Petromyzon Planeri. Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Genève etc. Revue Biologique du Nord de la France, T. III. 1891.

Budgett, J. S., On the Breeding-habits of some West-African Fishes, with an Account of the External Features in Development of Protopterus annectens, and a Description of the Larva of Polypterus lapradei. Transact. Zool. Soc. London. Vol. XVI. P. 2. 1901.

Cuvier et Valenciennes, Hist. nat. des poissons. XXII vol. 1828—48.

Dean, Bashford, Fishes, Living and Fossil. An Outline of their Forms and probable Relationships. New York 1895.

— — On the larval development of Amia calva. Zoolog. Jahresber. IX. Bd. 1896.

— — On the Development of the Californian Hagfish, Bdellostoma Stouti, Lockington. Quart. Journ. Microsc. Science. Vol. 40, IV. S.

— — The Devonian „Lamprey", Palaeospondylus Gunni, Traquair, with Notes on the Systematic Arrangement of the Fish-Like Vertebrates. New York Acad. of Science. Memoirs, Vol. II, p. 1. January 20. 1900 (vergl. auch: Proc. Zool. Soc. London. April 19, 1898).

— — On the Embryology of Bdellostoma stouti, a general Account of Myxinoid Development from the Egg and Segmentation to Hatching. Festschrift z. 70. Geburtstag von Carl von Kupffer, 1899.

Dollo, L., Sur la phylogénie des Dipneustes. Bull. de la Soc. Belge de Géologie etc. Tome IX. 1895.

Ecker, A., Untersuchungen zur Ichthyologie. Freiburg i. Br. 1857.

Ehlers, E., Zur Kenntnis der Eingeweide von Lepidosiren. Nachr. d. K. Gesellsch. d. Wissensch. z. Göttingen. Math.-physik. Kl. 1895. Nr. 1.

Emery, C., Fierasfer. Studi intorno alla Sistematica, l'Anatomia e la Biologia della specie mediterranee bi questo genere. Reale Accademia dei Lincei 1879—80. Anno CCLXXVII.

Felix, W., Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte. I. Abt. Heft 25. (8. Bd. H. 2.) 1897.

Fritsch, A., Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd. II. Heft 3. Die Lurchfische, Dipnoi. Nebst Bemerkungen über Silurische und Devonische Lurchfische. Prag 1888. Bd. III. Selachii (Traquairia, Protacanthodes, Acanthodes). Actinopterygii (Megalichthys. Trissolepis). Prag 1893. Palaeoniscidae. Prag 1894/95.

Fürbringer, K., Beitr. z. Morphol. des Skelettes der Dipnoër. (Semon's Zool. Forsch.-Reisen.) Jenaische Denkschr. Bd. IV. 1904. (Enthält ein ausführl. Verzeichnis der Dipnoër-Literatur.)

Garman, S., Chlamydoselachus anguineus Garm. a living species of cladodont shark. Bull. of the Museum of comparat. Zoology at Havard College. Vol. XII. Nr. 1.

Götte, A., Entwickelungsgeschichte des Flussneunauges (Petromyzon fluv.). I. Teil. Leipzig 1890.

Günther, A., Ceratodus Philos. Trans. of the Royal Society. London 1871.

— — (Deutsche Übersetzung von G. von Hayek.) Handbuch der Ichthyologie. Wien 1886.

— — An Introduction to the study of fishes. Edinburgh 1880.

Guitel, F., Rech. sur les Lepadogasters. Arch. de Zool. exp. et gen. 2. Serie, Vol. VI. (Enthält eine Beschreibung aller Organsysteme und der Entwickelung.)

Hasse, C., Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwickelung ihrer Wirbelsäule. Jena 1879. Besonderer Teil, I. und II. Lieferung. Jena 1882. Ergänzungsheft 1885.

— — Beitrag zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbeltiere. Jena 1883.

Hatschek, B., Studien über Entwickelung des Amphioxus. Arbeiten aus dem Zoolog. Institut der Universität Wien, 1882.

Howes, G. B., On the Affinities, Inter-Relationships and Systematic Position of the Marsipobranchii. Trans. Biol. Soc. Liverpool. Vol. VI. 1892.

Hubrecht, A. A. W., und Sagemehl, Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abtl. Fische. (Bis jetzt sind nur wenige Lieferungen erschienen.)

Hyrtl, J., Lepidosiren paradoxa. Abhdl. d. böhm. Gesellsch. d. Wiss. 1845.

Digitized by Google

Jaeckel, O., Siehe dessen Abhandlungen über fossile Fische und Amphibien in den Berichten der Gesellschaft naturforschender Freunde vom Jahrgang 1894 an. Vergl. auch d. Zeitschr. d. deutsch. geolog. Gesellsch. Jahrg. 1896.

Jaquet, M., Rech. sur l'anat. et l'histol. du Silurus Glanis. Bull. Société des Sciences de Bucarest-Roumanie. Anul. VIII. 1899. — Annl. X. 1902.

Julin, Ch., Rech. sur l'anatomie de l'Ammocoetes. Extr. du Bull. scientif. du Departement du Nord, 7. Sér. X. Année. — 1887. (Behandelt die Kopfnerven, die Gl. thyreoidea und den N. lateralis.)

Kerr, Graham J., The external Features in the Development of Lepidosiren paradoxa, Fitz. Philos. Transact. London R. Society. Ser. B. Vol. 192. 1900.

— — The Development of Lepidosiren paradoxa Part. I. ad II. with a Note upon the corresponding Stages in the Development of Protopterus annectens. Quart. Journ. Micr. Science Vol. 45. N. S. P. III. Ebendaselbst Vol. 46. N. S.

Kowalevsky, A., Entw. des Amphioxus. Mém. acad. imp. de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. XI.

Kupffer, C., Die Entwickelung des Herings im Ei. Jahresbericht der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1874—76. Berlin 1878.

— — Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.

Langerhans, P., Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Verhandl. der Naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. 1875.

— — Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII.

Lankester, E. Ray, Contributions to the Knowledge of Amphioxus lanceolatus Yarell, in: Quart. Journ. Micr. Science (new Series) No. 124. Vol. 31, 1890.

Lankester and Willey, The development of the atrial chamber of Amphioxus, in: Quart. Journ. Micr. Science (new Series). No. 124. Vol. 31. 1890.

Leydig, Fr., Beiträge zur mikrosk. Anat. und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.

— — Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.

— — Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Arch. f. Anatomie u. Physiologie. 1851.

List, J. H., Zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische (Labriden), I. Teil. Morphologische Ergebnisse. Arbeiten aus d. Zool. Inst. z. Graz. II. Bd. No. 1. Leipzig 1887.

Marcusen, J., Die Familie der Mormyren. Anat.-zoolog. Abh. Mém. Acad. imp. de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. VII.

Müller, J., Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Berlin 1846.

— — Über den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lumbricum. Abhandlungen der Berliner Akademie. 1844.

— — Vergl. Anatomie der Myxinoiden. 1833—1843.

Nuel, J. P., Quelques phases du développement du Petromyzon Planeri. Arch. de Biologie. Vol. II. 1881.

Owen, R., Description of Lepidosiren annectens. Trans. Linn. Soc. XVIII.

Owsjannikow, Ph, Zur Entwickelung des Flussneunauges. Vorläuf. Mitteilg. Bull. Acad. Impér. des Sciences de Pétersbourg. Tome XIII. 1869.

Panceri, P., e de Sanctis, L., Alcuni organi delle Cephaloptera Giorna. Napoli 1869.

Parker, T. J., Studies in New Zealand Ichthyology. I. On the Skeleton of Regaleeus argentens. Transact. of the Zoologic. Society. Vol. VII. part. 1. 1886.

— — Notes on Carcharodon rondelettii. Proc. Zool. Soc. London 1887.

Parker, W. N., On the Anatomy and Physiology of Protopterus annectens. Transact. R. Irish Acad. Vol. XXX. P. 3. 1892. (Vergl. auch den Auszug in Proc. R. Soc. London. Vol. 49. 1891.)

Peters, Lepidosiren. Arch. f. Anat. u. Phys. 1845.

Pollard, H. B., On the Anatomy and Phylogenetic Position of Polypterus. Zoolog. Jahrb. Bd. V. 1892. (Umfasst das Skelett, die Muskeln, Hautsinnesorgane, Nerven u. Gefässe des Kopfes, ferner Schultergürtel, Brustflosse, Thymus und Thyreoidea.)

Rathke, H., Bemerk. über den inneren Bau der Pricke. Danzig. 1825.

— — Über den Bau des Querders. Beitr. z Gesch. d. Tierwelt. IV. Halle 1827.

Reighard, J., Developm. of the Wall-Eyed Pike. Bull. Michigan Fish Commission 1890.

Ryder, J. A, A contribution to the Embryographie of osseous fishes with special reference to the development of the Cod (Gadus morrhua). Extracted from the Annual report of the commissioner of fish and fisheries for 1882. Washington 1884.

Rolph, W., Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.

Digitized by Google

Rohon, J. V., Unters. über Amphioxus lanc. Denkschr. d. Wiener Acad., Math.-Naturw. Kl. Bd. XLV. Abt. II.
Salensky, W., Entwickelung des Sterlets (Acipenser ruthenus). II Teile. Verhandl. der naturf. Gesellsch. zu Kasan, 1878—1879. Franz. Übersetz. im Arch. de Biol. T. II, fasc. 2, 1881.
Schauinsland, H., Vergl. die in der Abteilg. der Reptilien aufgeführten „Beitr. zur Entw.-Gesch. u. Anat. der Wirbeltiere." (Callorhynchus).
Schneider, A., Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879. (Enthält wertvolle Notizen über Amphioxus, Petromyzon und als Anhang: „Grundzüge einer Myologie der Wirbeltiere".)
Scott, W. B., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. VII.
— — Development of Petromyzon. Journ. of Morphol. Vol. I. 1887.
Semon, R., Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. I. Die äussere Entwickelung des Ceratodus Forsteri. Jena 1893.
Semper, C., Die Stammesverwandtschaft der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arb. aus dem Zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. Bd. II. 1875.
Shipley, A., On some points in the Development of Petromyzon fluviatilis. Quart. Journ. of microscop. Science. Vol. XXVII. 1887.
Sollas, W. J., and Sollas Igerna, B. J., An Account of the Devonian Fish, Palaeospondylus Gunni, Traquair. Phil. Trans. Royal Soc. London. Ser. B. Vol. 196. 1903.
Stannius, H., Symbolae ad anat. piscium. Rostock 1839.
Swaen, A., et Brachet, A., Étude sur les premières phases du développement des Organes dérivés du Mésoblaste chez les Poissons Téléostéens. Arch. de Biolog. T. XVI. 1899.
Vogt, C., Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842.
Wiedersheim, R., Zur Biologie von Protopterus. Anat. Anzeiger, 1887.
van Wijhe, J. W., Über Amphioxus. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893. (Behandelt den vorderen Körperteil mit Ausnahme des Gehirns.)
— — Beitr. z. Anatomie der Kopfregion des Amphioxus lanceolatus. „Petrus Camper", Deel I, Aflevering 2. 1901.
Willey, A., The later larval development of Amphioxus, in: Quart. Journ. Micr. Science for March 1891.
— — Amphioxus and the ancestry of Vertebrates. New York 1894.
Wright, R., Murrich, J. Mc., Macallum, A., Mackenzie, T., Contrib. to the Anatomy of Amiurus. Proceed. Canad. Inst. Toronto. N. S. Vol. II. No. 3. Toronto 1884.

Amphibien.

Bayer, F., Über das Skelett der Pelobatiden. Ein Beitrag zur vergl. Osteologie der Amphibien. Abhandl. der K. böhm. Gesellsch. der Wissensch. 1884. (Böhmischer Text mit deutscher Tafelerklärung.)
Brachet, A., Recherches sur l'ontogénèse des Amphibiens urodèles et anoures (Siredon pisciformis — Rana temporaria). Arch. de Biologie T. XIX. 1902.
Brauer, A., I. Beitrag zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Blindwühlen. Zool. Jahrb. Bd. X. 1897. No. II. Ebendaselbst Bd. XII. 1899.
— — Beitrag zur Kenntnis der Entwickelung und Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. XVI. Bd. H. 1. 1902.
Cope, E. D., The Batrachia of North America. Bull. of the United States National Museum. No. 34. Smithsonian Institution Serial Number 45. Washington 1889.
Calori, L., Sulla anat. del Axolotl. Mem. d. Acad. di Bologna. T. III. 1851.
Cuvier, G., in Recueil d'Observations de Zoologie et d'Anat. comp. I. Paris 1805.
Credner, H., Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rotliegenden des Planen'schen Grundes bei Dresden (Zeitschr. d. Deutsch. Geolog. Gesellsch.) Leipzig 1881—93.
— — Die Urvierfüssler [Eotetrapoda] (vergl. die Literatur über das Skelett).
Dugès, A., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs differents âges. Paris 1834.
Ecker, A., Icones physiologicae. Leipzig 1851—59.
Ecker, A., und Wiedersheim, R., Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—82. III. Aufl. bearb. von E. Gaupp, 1896—1904.
Emerson, E. T., General Anatomy of Typhlomolge Rathbuni. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 32. No. 3. 1905.
Fischer, J. G., Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.

Digitized by Google

Fritsch, A., Fauna der Gaskohle und der Kalksteine Böhmens (vergl. die Literatur über die Fische und Dipnoër).
Gaudry, A., L'Actinodon (Mém. extr. des Nouvelles Archives du Museum d'Histoire naturelle). Paris 1887.
Gaupp, E., Ecker's und Wiedersheim's Anatomie des Frosches. Braunschweig 1896—1904.
Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
Grönberg, G., Zur Anatomie der Pipa americana. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. etc. VII. Bd. 1894.
Hoffmann, C. K., Amphibien in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig und Heidelberg 1873—78.
Van der Hoeven, J., Aanteckeningen over de Anatomie van den Cryptobranchus japonicus. Haarlem 1862.
— — Ontleed-een deerkundige Bijdragen tot de Kenniss van Menobranchus. Leyden 1867.
Hyrtl, J., Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum. Vindobonae 1865.
Jacquet, M. M., Anatomie comparée des systèmes squelettaires et musculaires (Axolotl). Arch. Scienc. medic. de Bucarest. Nr. 3—4. Mai et Juillet 1899.
Kammerer, P., Beitr. z. Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. Arch. f. Entwickel.-Mechanik. Bd. 17. 1903. (Enthält sehr wertvolle z. T. auf experimentellen Studien beruhende Angaben über die Fortpflanzung, Entwickelung der Kiemen, Neotenie etc.).
Kingsley, J. S., The Systematic Position of the Caeciliens, Tufts College Studies, No. 7. (Scient. Series). 1902.
Klinkowström, A. von, Zur Anatomie der Pipa americana. Zool. Jahrb. Abtlg. für Anatomie etc. VII. Bd. 1894.
Leydig, F., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
Mayer, Zur Anatomie der Amphibien. Analekten f. vergl. Anat. Bonn 1835.
Méhely, L. von, Beitrag zur Kenntnis der Engystomatiden von Neu-Guinea. Termés zetrajzi Füzetek XXIV. Kötet. 1901. Budapest.
Müller, J., Beitr. z. Anat. d. Amphibien. Zeitschr. f. Physiol. T. IV. 1832.
Osawa, G., Beitr. z. Anatomie des japanischen Riesensalamanders. Mitteil. aus d. mediz. Fakultät der Kaiserl. Japan. Universität zu Tokio. Bd. V. 1902.
Rusconi, M., Observations anatomiques sur la Siren mise en parallel avec le Protée etc. Pavie 1854.
— — Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre. Paris 1854.
Rusconi, M., e Configliachi, Del Proteo anguineo di Laurenti monografia. Paris 1818.
Sarasin, P. u. F., Ergebnisse naturwissenschaftl. Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86. II. Bd. 1. u. II. Heft.
— — Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden 1887—90. (Enthält neben biolog. Notizen auch eine Menge interessanter morphologischer [embryologischer und histologischer] Tatsachen.)
Wiedersheim, R., Bemerkungen zur Anatomie des Euproctus Rusconii. Annal. del Museo civico di Stor. nat. die Genova. Vol. VII. 1875.
— — Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
— — Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875.
— — Zur Anatomie des Amblystoma Weismanni. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII.
— — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Proteus anguineus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.
— — Beitrag zur Entwickelungsgeschichte von Salamandra atra. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.
Wilder, Harris H., A Contribution to the Anatomy of Siren lacertina. Zoolog. Jahrb. IV. Bd. 1891.
— — The Skeletal System of Necturus maculatus Rafinesque. Mem. Boston Soc. Nat. Histor. Vol. V. Nr. 9. 1903.

Mehr biologischen Inhaltes sind:

Fatio, V., Faune des Vertébrés de la Suisse. Vol. III. Hist. nat. des Reptiles et des Batraciens. Genève et Bâle 1872.
Leydig, F., Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877.

Digitized by Google

Leydig, F., Die Molche der württembergischen Fauna. Berlin 1867 und im Arch. f. Naturgeschichte. Bd. XXIII.

Schwalbe, G., Znr Biologie und Entwickelungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa. Zeitschr. f. Biol. Bd. XXXIV. N. F. Bd. XVI. 1897.

Eine der wichtigsten Quellen für die Anatomie der Fische und der Amphibien ist das oben schon erwähnte Handbuch der Zootomie von Stannius.

Zeller, E., Znr Neotenie der Tritonen. Jahresber. des Vereins für vaterländ. Naturkunde in Württemberg 1899.

Reptilien.

van Bemmelen, J. F., Beiträge zur Kenntnis der Halsgegend bei Reptilien. I. Anatomischer Teil. Amsterdam 1889.

Bojanus, Anatome testudinis europaeae. Vilnae 1819—1821.

Cope, E. D., Vergl. die zahlreichen Schriften dieses Autors in den verschied. amerikan. Fachzeitschriften.

Credner, H, Vergl. dessen im Literaturverzeichnis über die Amphibien angeführten Schriften.

Dendy, A., Summary of the principal Results obtained in a Study of the Developement of the Tuatara (Sphenodon punctatum). Proc. Royal Soc. Vol. 63. 1898.

— — Outlines of the Developement of the Tuatara, Sphenodon (Hatteria) punctata. Quart. Journ. Mier. Sc. Vol. 42. p. 1. IV. 3. 1899.

Duméril et Bibron, Erpétologie générale. Paris 1834—1854.

Duvernoy, Serpens. Ann. sc. nat. Sér. I. T XXX.

Günther, A., Contrib. to the Anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus). Philos. Trans. 1867.

Hoffmann, C. K., Reptilien in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches.

Leydig, F., Die in Dentschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

— — Über die einheimischen Schlangen. Zool. nnd anatom. Bemerkungen. Abhandlg. der Senckenbergischen naturforsch. Gesellsch. Bd. XIII. Frankfurt 1883.

Marsh, O. C., The Dinosaurs of North America. From the sixteenth annual report of the U. S. Geological Survey. Washington 1896.

Mehnert, E., Gastrnlation nnd Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. I. Teil einer Entwickelnngsgeschichte der Emys lutaria tanrica. Morpholog. Arbeiten, herausgegeben von G. Schwalbe. I. Bd. 3. Heft. 1891. (Enthält ein Literatnrverzeichnis von 275, die Entwickelnng und die Geschichte der Keimblätter der Chordaten behandelnden Arbeiten.)

Mitsukuri, K., On the Foetal Membranes of Chelonia etc. Journ. of the College of Science. Imperial University, Tokyo, Japan. Vol. IV. 1891. (Vergl. anch Vol. I.)

— — On the Process of Gastrulation in Chelonia. Journ. of the College of Science. Imp. University, Tokyo, Japan. Vol. VI. P. IV. 1893.

— — On the Fate of the Blastopore, the Relations of the Primitive Streak, and the Formation of the Posterior End of the Embryo in Chelonia, together with Remarks on the Natnre of Meroblastic Ova in Vertebrates. Journ. of the College of Science. Imp. Univ, Tokyo, Japan. (Contribut. to the Embryology of Reptilia, V) Vol. X. Pt. I. 1896.

Orlandi, S., Note anatom. sul Macroscincus Coctei (Barb. du Boc.) Aus dem Mus. di Zool. e Anat. comp. della Universith di Genova. No. 22. 1894. Atti Soc. Ligust. Sc. nat. Vol. V.

Osawa, G., Siehe die verschiedenen Aufsätze dieses Autors im Arch. f. mikr. Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. 47, 49, 51. 1896—98. (Vergl. auch die bei den einzelnen Organsystemen verzeichneten Arbeiten.)

Osborn, H. F., A complete Mosasaur Skeleton and a Skeleton of Diplodocus. Mem. Americ. Mus. of Nat. Hist. Vol. I. and p. 1 and 2. October 1899.

— — Additional Characters of the Great Herbivorous Dinosaur Camarasaurus. Ebendaselbst. Article XII. June 1898.

— — The Reptilion Subclasses Diapsida and Synapsida and the Early History of the Diaptosauria. Mem. Americ. Mus. of Nat. Hist. Vol. I. 1903.

— — Ornitholestes Hermanni, a new Compsognathoid Dinosaur from the upper Jurassic. Bull. Amer. Mus. of Nat. Hist. Vol. XIX. 1903. Auch Vol. XX enthält zahlreiche Aufsätze von H. F. Osborn. Siehe die zahlr. Aufsätze in „Science“ und in „Americ. Naturalist“.

Owen, R., Descript. and illustr. catalogue of the Fossil Reptilia of South Africa.

Digitized by Google

Rathke, H., Entwickelungsgeschichte 1. der Natter, 2. der Schildkröten, 3. der Krokodile. (Königsberg 1837, Braunschweig 1848 und 1866.)
Schauinsland, H., Beitr. z. Biol. u. Entw. der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entw. der Sauropsiden. Anat. Anz. XV. Bd. 1899.
— — Weitere Beiträge zur Entwickel.-Geschichte der Hatteria. Arch. f. mikr. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. 57. 1900.
— — Beitr. z. Entw.-Gesch. u. Anatomie der Wirbeltiere. I—III. (Sphenodon, Callorhynchus, Chamäleo) (Studien zur Entw.-Gesch. [bezw. der Eihäute] der Sauropsiden.)
— — Zoologica, Original-Abhandlungen aus dem Gesamtgebiet der Zoologie, herausgeg. von C. Chun. Stuttgart 1903.
Smalian, C., Beiträge zur Anatomie der Amphisbäniden. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XLII. 1885.
Siebenrock, F., Vergl. die Arbeiten über Reptilien in den Annal. des K. K. naturhistor. Hofmuseums in Wien von 1892 ab.
— — Das Skelett von Brookesia superciliares Ruhl. Sitz.-Ber. d. K. Akad. der Wissensch. in Wien. Math.-Naturw. Kl., Bd. CII. Abt. I. 1893.
— — Das Skelett der Lacerta Simonyi Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. Ebendaselbst CIII. Bd. I. Abt. 1894.
— — Das Skelett der Agamidae. Ebendaselbst 1895. Bd. CIV. Abt. I.
Thilenius, G., Vorl. Bericht über die Eiablage und erste Entwickelung der Hatteria punctata. Sitz.-Ber. d. K. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. XIV. 1899.
Voeltzkow, A., Beitr. z. Entw.-Gesch. d. Reptilien. Biologie und Entwicklg. der äuss. Körperform von Krokodilus madagascariensis. Grand. Abhdlg. d Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. XXVI. H. 1. 1899.
Wiedersheim, R., Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus etc. Morphol. Jahrb. I. 1876.
— — Labyrinthodon Rütimeyeri. Abhandlg. d. Schweizer Paläontol. Gesellsch. Vol. V. 1878.
Zittel, K., Über Flugsaurier aus dem lithogr. Schiefer Bayerns. Palaeontographica N. F. IX. 2. (XXIX.)

Eine der wichtigsten Quellen für die Anatomie der Reptilien ist das oben schon erwähnte Handbuch der Zootomie von Stannius.

Bezüglich der fossilen Reptilien verweise ich auf die Palaeontographica und andere paläontologische Zeitschriften. (Vergl. auch die Schriften von Zittel, Marsh und Cope.)

Vögel.

Baur, G, W. K. Parker's Bemerknngen über Archaeopteryx. 1864. Enthält zugleich eine Zusammenstellung der wichtigsten Literatur über diesen Vogel. Zool. Anzeiger. 1886.
Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée. II. édit. T. IV. Paris 1835.
Dames, W., Über Archaeopteryx. Paläontol. Abhandlg., herausgeg. von W. Dames und E. Kayser. Bd. II. Heft 3. Berlin 1884. Vergl. auch Sitz.-Ber. der K. preuss. Akad. d. Wissensch. 1897. (Brustbein, Schulter- und Beckengürtel der Archaeopteryx.)
Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. I. Spezieller Teil: Brust, Schulter und proximale Flügelregion der Vögel. II. Allgemeiner Teil: Resultate und Reflexionen auf morphologischem Gebiete, systematische Ergebnisse und Folgerungen. Amsterdam 1888. Vergl. auch den Auszug im Biolog. Zentralblatt. Bd. IX und X bis Bd. XVII.
Marsh, O. C., Odontornithes, a Monograph on the extinct toothed birds of North America. Washington 1880.
Marshall, W., Der Bau der Vögel (Weber's naturwissenschaft. Bibliothek). Leipzig 1895.
von Menzbier, M., Vergl. Osteologie der Pinguine. In Anwendung der Haupteinteilung der Vögel. Bull. de la Société Imp. des Naturalistes de Moscou. 1887. Nr. 2. (Enthält reiche Beiträge zur Genealogie der Vögel).
Milne-Edwards, A., Recherches sur la faune ornithologique éteinte des îles Mascareignes et de Madagascar. 1866—1879.
Owen, R., 1. Aves; in Todd's Cyclopaedia 1. 2. On the anatomy of the southern apteryx. Transact. Zool Soc. Vol. II, III.
Parker, W. K., On the Morphology of the Duck and the Auk Tribes. R. Irish Academy. Cunningham Memoirs. No. VI. Dublin 1890. (Behandelt das ganze Skeiettsystem.)

Digitized by Google

Parker, T. Jeffery, Observations on the Anatomy and Development of Apteryx. Philos. Transact. Royal Soc. London. Vol. 182. 1891. Addltional Observations etc. Ebendaselbst Bd. 183, 1892.

de Quatrefages, A., Les Moas et les chasseurs de Moas. Annal. des scienc. nat. Zool. und Palaeontologie T. XVI. Nr. 4, 5, 6. Paris 1883.

Schauinsland, H., Vergl. die in der Abteilung der Reptilien aufgeführten „Beitr. z. Entw.-Gesch. u. Anat. der Wirbeltiere".

Selenka, E., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abteil.: Vögel. Ist von H. Gadow zu Ende geführt.

Tiedemann, F., Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg 1810—1814.

Zahlreiche anatomische Angaben von R. Wagner und Nitsch finden sich in Naumann's „Naturgeschichte der Vögel Deutschlands".

Alle übrigen Werke über die Vögel befassen sich nur mehr oder weniger mit einzelnen Organsystemen. (Vergl. die Literatur hierüber.)

Säugetiere.

Barkow, H. C. L., Komparative Morphologie des Menschen und der menschenähnlichen Tiere. Breslau 1862—1866. 5 Teile.

van Beneden und Gervais, Ostéographie des Cetacées. Paris 1868—1880.

Blainville, H., Ducrotay de, Ostéographie ou description iconographique comp. des Mammifères rec. et fossiles. 4 Bde. Text und Atlas mit 323 Taf. Paris 1839—1864.

Brandt, Untersuchungen über die fossilen und subfossilen Cetaceen Europas. Mém. Acad. Petersburg 1873.

Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Die Säugetiere sind bearbeitet von Glebel und Leche (noch nicht vollendet).

Burmelster, Annales del Museo publico de Buenos-Aires, 1874—1889.

— — Beitr. z. näh. Kenntuis der Gattung Tarsius. Berlin 1846.

Biachoff, Th. L. W., Beitr. z. Anat. d. Genus Hylobates leuciscus. München 1873.

Caldwell, W. H., The Embryology of Monotremata and Marsupialia Part. I. Philos. Transact. Royal. Soc. London. Vol. 178. 1887. (Enthält zugleich viele Angaben über die Monotremen- und Marsupialier-Literatur.)

Camerano, L., Ricerche intorno all' anatomia di un feto di Otaria jubata (Forster). Memorie delle Reale Accademia delle Scienze di Torino. Ser. II. Tom. XXXV. 1882.

Carlsson, A., Zur Anatomie von Notorycles typhlops. Zool. Jahrb. Abt f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. XX. Bd. H. 1. 1904.

Cope, E. D., Report upon the U. St. Geogr. Surveys west of 100th Meridian. Vol. IV. Paleontology, 1877. (Vergl. auch dessen zahlreiche Abhandlungen in den Proceed. of the Philadelphia Academy of nat. hist. und im American Naturalist.)

Cuvier, G., Rech. sur les ossements fossiles. 4. Ed. 1834—1836.

Ellenberger, W. und H. Baum, Systemat. und topogr. Anatomie des Hundes. Berlin 1891.

Eschricht, Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Waltiere. Leipzig 1849.

Delage, Y., Histoire du Balaenoptera musculus. Arch. d. Zool. expérimentale et générale. 2 sér. t. III. 1885 ed. 1887.

Dollo, L., Les ancêtres de Marsupiaux étaient — ils árboricoles? Miscell. biolog. dediées au Prof. A. Glard à l'occasion du XXVe Anniversaire de la Fondation de la Station zool. de Wimereux 1874—1899. Paris 1899.

Duvernoy, G. L., Caract. anat. des grands singes. Arch. d. Museum T. III.

Fick, R., Vergl.-anatom. Studien an einem erwachsenen Orang-Utang. Archiv f. Anat. u. Physiol., Anat. Abteil. 1895.

Filhol, Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Études sur les fossiles qu'on y rencontre et spécialement les mammifères. Annal. des scienc. géolog. VII. VIII. Mammifères fossiles de St.-Gérard le Puy. Ibid. X. Mammifères de Ronzon, XII. Vergl. auch XIV. XXI.

Fleischmann, A., Embryol. Untersuchungen. A. Die Stammesgeschichte der Nagetiere. B. Die Umkehr der Keimblätter. Wiesbaden 1891.

Fletcher, J. J., Catalogue of papers and works relating to the mammallan orders, Marsupialia and Monotremata. Extracted from Vol. IX. Part 3 of the Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. (Enthält auf 55 Seiten ein ausführliches Literaturverzeichnis über Marsup. und Monotremen.)

Flower, W. H., Introduction to the Osteology of the Mammalia. 3th ed. London 1885.

Frank, L., Anatomie der Haustiere. Stuttgart 1871.

Digitized by Google

Gaudry, A., Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. Paris 1862—1867.
— — Die Vorfahren der Säugetiere in Europa. Aus dem Französischen übersetzt von W. Marshall. Leipzig 1891.
Giacomini, C., Annotazioni sulla Anatomia del Negro. Fünf Abteilungen. Torino 1878—1892.
Giebel, C. G., Die Säugetiere in zoologischer, anatomischer und paläontologischer Beziehung. 1855.
Guldberg, G., Études sur la Dyssymétrie morphologique et fonctionelle chez l'homme et les Vertébrés supérieurs. (Aus d. Festschr. f. d. Regier.-Jubiläum König Oskar II. von Schweden.) Christiana 1897.
Gurlt, Handbuch der vergl. Anatomie der Haussäugetiere. Berlin 1860.
van der Hoeven, J., (Stenops). Verhand. d. Acad. Amsterdam T. VIII.
Hubrecht, A. A. W., The Descent of the Primates. Lectures delivered on the occasion of the sesquicentennial Celebration of Princeton University. New-York 1897.
Hyrtl, J., (Chlamydophorus truncatus). Denkschr. d. Wiener Acad. Bd. IX. 1855.
Kingsley, J. S., The Origin of the Mammals. Science, N. S. Vol. XIV. Nr. 345. Aug. 9. 1901.
Kohlbrügge, J. H. F., Versuch einer Anat. d. Genus Hylobates in M. Weber's Zool. Ergebn. Bd. II. Leiden 1891.
Kowalewsky, W., Sur l'Auchitherium Aurellanense Cuv. (Académie de St. Pétersbourg, 1873.) — Osteology of the Hyopotamidae. Philosophic Transactions, 1873. — Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere. Monographia der Gattung Anthracotherium, Palaeontographica, 1876.
Krause, W., Anat. des Kaninchens. 2. Aufl. Leipzig 1884.
Kückenthal, W., Vergl. anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. I. Teil (Haut, Hand und Centralnervensystem der Cetaceen). Jena 1889. II. Teil (Die Entwickeluug der äusseren Körperform, Bau und Entwickelung äusserer Organe, die Bezahnung).
— — Über die Entstehung und Entwickelung des Säugetierstammes. Biolog. Centralbl. XII. Bd. Nr. 13, 1892.
— — Vergl. anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. Mit Atlas. Aus „Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel" von R. Semon. IV. Bd. 1. Lief. 1897.
Leisering und Müller, Handbuch der vergl. Anatomie der Haussäugetiere. 1885.
Leyh, Handbuch der Anatomie der Haustiere. 1850.
Leche, W., Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora etc. K. Schwed. Acad. der Wissensch. Bd. XX. 1882.
— — Über die Säugetiergattung Galeopithecus. Ebendaselbst Bd. XXI. Nr. 11. 1885.
— — (Galeopithecus). K. Schwed. Acad. d. Wissensch. Bd. XXI. 1885.
Leidy, L., The ancient Fauna of Nebraska. 1853.
— — Contrib. to the extinct Vertebrate Fauna of the Western Territories. United States' Geological Survey I. Washington 1873.
Marsh, O. C., Dinocerata, an extinct order of gigantic Mammals. Washington 1884.
— — Zahlreiche Abhandlungen in Americ. Journ. Sc. 1874—1897.
Meckel, J. F., Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Leipzig 1826.
Murie, J., (Manatus). Transact. Zool. Soc. Vol. VIII.
— — (Globiocephalus, Otaria, Trichechus). Ebendaselbst Vol. VII. VIII.
— — (Lemuriden). Ebendaselbst Vol. VII.
Osborn, H. F., Present Problems in Evolution and Heredity. The Cartwright Lectures for 1892. Reprint. from the Medical Record. Feb. 20, March 5, April 23 and May 14, 1892.
— — The Origin of Mammalia. Americ. Naturalist Vol. 32. Nr. 377. May 1898. Vergl. auch Americ. Journ. of Science Vol. VII. Febr. 1899 und Proceed. of the Internat. Congr. of Zoology, Cambridge 1898. Vergl. die grosse Zahl interessanter Arbeiten dieses Autors, welche im Anhang des Aufsatzes: „Correlations between Tertiary Mammal Horizons of Europe and America" (Annals N. Y. Acad. Sc. Vol. XIII. Nr. 1. Juli 1900) zusammengestellt sind.
— — Memoirs of the American Museum of Natural History. Vol. I. Part 3. The extinct Rhinozeroses. April 1898.
— — A Complete Skeleton of Telecoceras fossiger. Notes upon the Growth and Sexual Characters of this Species. Bull. Americ. Museum of Natural History. Vol. X. Article IV. March, 1898.
— — A Complete Skeleton of Coryphodon radians. Notes upon the Locomotion of this Animal. Ebendaselbst. Article VI. New York, April, 1898.

Digitized by Google

Osborn, H. F., Remounted Skeleton of Phenacodus primaevus. Comparison with Euprotogonia. Ebendaselbst. Article IX. May, 1898.
— — Evolution of the Amblypoda. Part I. Taligrada and Pantodonta. Ebendaselbst. Article XI. June, 1898.
Owen, R., (Giraffe). Transact. Zool. Soc. Vol. II.
— — (Rhinoceros). Ebendaselbst. Vol. IV.
— — (Myrmecophaga). Ebendaselbst.
— — Monograph. on the Aye-Aye. London 1863.
— — Extinct Mammals of Australia. London 1877. Mit 131 Tafeln.
— — Monograph. of the fossil Mammalia of the mesozoic formation. Palaeontol. Society 1871. Vergl. auch Monotremata und Marsupialia in Todd's Cyclopaedia.
Peters, W., (Chiromys). Abh. d. Berl. Acad. 1865.
Pouchet, G., Mém. sur le grand Fourmiller. Paris 1874.
Rapp, 1. Anatom. Untersuchungen über die Edentaten, 2. Die Cetaceen. Stuttgart und Tübingen 1837.
Reighard, J., and H. S. Jennings, Anatomy of the Cat. New-York 1901.
Rütimeyer, L., Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz. Basel 1861.
— — Beitrag zur Kenntnis der fossilen Pferde. Basel 1863.
— — Über die Herkunft unserer Säugetiere. Basel 1867.
— — Versuch einer natürl. Geschichte des Rindes. Abh. der Schweiz. paläontol. Gesellschaft. Bd. XXII. 1877 fg.
— — Die natürliche Geschichte der Hirsche. Ebendaselbst 1880.
— — Die eocäne Säugetierwelt von Egerkingen. Ebendaselbst 1891.
Salensky, W., Osteol. u. odontograph. Untersuchungen an Mammut und Elefanten. Wissensch. Ergebnisse der Expedition der Akad. der Wiss. für die Ausgrabung des Mammutkadavers 1903 (Russisch).
Ein Anszug in deutscher Sprache findet sich in Biolog. Centralbl. Bd. XXIII. Nr. 24. 1903.
Schmidt, O., Die Säugetiere in ihrem Verhältnis zur Vorwelt. (Internationale wissenschaftl. Bibliothek. 45 Bd.) Leipzig 1884.
Semon, R., Zoolog. Forschungen in Australien etc. II. Bd. I. Liefg. Monotremen und Marsupialier. 1. Beobacht. über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen nebst Notizen über ihre Körpertemperatur. 2. Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. 3. Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen.
Strauss-Dürckheim, H., Anatomie du chat. Vol. II. Paris 1845.
Struthers, J., Anat. of the Humpback Whale. Edinburgh 1889.
Sweet, G., Contributions to our Knowledge of the anatomy of Notcrycetes typhlops, Stirling. Proc. R. Soc. Victoria, Vol. XVII. (N. S.) Pt. I. 1904.
Vrolik, W., Rech. d. anat. comp. sur le Chimpanse. Amsterdam 1841.
Weber, M., Studien über Säugetiere. I. Teil. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. Jena 1886. II. Teil. Jena 1898.
— — Anatomisches über Cetaceen. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1888. (Handelt über Carpus und Magen.)
— — Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Niederländ. Ost-Indien. Bd. II. Beitr. zur Anat. und Entwickelung des Genus Manis. Leiden 1891.
— — Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der rezenten und fossilen Mammalia. Jena 1904.
Wiedersheim, R., Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. Berichte der naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. II. 1887. — II. Aufl. (illustriert) separat erschienen. Freiburg i. B. 1893. Ins Englische übersetzt: 1896. III. Aufl. 1902.
Wortmann, J. L., The extinct Camelidae of North-America and some associated forms Bull. Americ. Mus. of Nat. Hist. Vol. X. Art. VII. New-York 1898.
Zuckerkandl, E., Zur Anatomie von Chiromys Madagascarensis. Denkschr. d. K. Acad. der Wissensch. zu Wien. Math. Naturw. Cl. Bd. LXVIII. 1899.
Bezüglich weiterer Schriften vergl. Owen, Milne-Edwards, Camper, Peters, Duvernoy u. v. a. Vergl. auch die Abhandlungen der deutschen, englischen, französischen, russischen und holländischen Akademien und Gesellschaften.

Digitized by Google

Literaturangaben über die einzelnen Organsysteme.

A. Integument[1]).

a) Fische.

Bottard, A., Les Poissons venimeux, Contribution à l'Hygiène navale. Paris 1889. (Enthält eine ausführliche Übersicht der Literatur über die Giftorgane bei Fischen.)

Brandes, G., Die Leuchtorgane der Tiefseefische etc. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 71.

Burckhard, R., On the Luminous Organs of Selachian Fishes. Annal. and Magaz. of Nat. Hist. Ser. 7, Vol. VI. Decbr. 1900.

Bujor, P. (Vergl. dessen Aufsatz im „Verzeichnis wichtiger, auf einzelne Tiere und Tiergruppen sich erstreckender Arbeiten" etc.)

Emery, C., Intorno alle macchie splendenti della pelle nei pesci del genere Scopelus. Mitteil. a. d. Zoolog. Station zu Neapel, Bd. V.

Fritsch, G., Die äussere Haut und die Seitenorgane des Zitterwelses (Malopterurus electricus). Sitz.-Ber. der K. Preuss. Acad. der Wissensch. XXII. 1886.

— — Die elektrischen Fische. Leipzig 1887—1890.

Handrick, K., Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane des Argyropelecus hemigymnus. Zoologica. Original-Abhandl. aus dem Gesamtgebiete der Zoologie. Herausg. von C. Chun. Heft 32. XIII. Bd. I. Lief. Stuttgart 1901.

Hirota, S., On the Dendritic Appendage of the Urogenital Papilla of a Siluroid. Journ. of the Coll. of Science, Imp. University, Japan. Vol. VIII. Part. II. 1895.

Hubrecht, A. A. W., Fische; in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches.

Kapelkin, W., Der histologische Bau der Haut von Petromyzon. Bull. de Moscou. 1896.

Langerhans, P., Unters. über Petromyzon Planeri. Verhandl. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br. 1875.

— — Unters. über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.

von Lendenfeld, R., Die Leuchtorgane der Fische. Biol. Centralbl. Bd. VII. 1887.

Leydig, F., Anat.-hist. Unters. über Fische und Reptilien. Berlin 1853.

— — Beitr. zur mikr. Anat. und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.

— — Die augenähnlichen Organe der Fische. Bonn 1881.

— — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt 1857.

— — Neue Beitr. zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und Sinnesorgane der Fische. Halle 1879.

— — Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. III. 1867.

— — Integument brünstiger Fische und Amphibien. Biolog. Centralbl. Bd. XII. 1892.

— — Besteht eine Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Haaren? Biolog. Centralbl. Bd. XIII. 1893.

List, J., Über Wanderzellen im Epithel. Zool. Anzeig. Nr. 198. VIII. Jahrg. 1885. Vergl. auch Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV.

Maurer, F., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895. (Erstreckt sich auf alle Wirbeltierklassen.)

Parker, W. N., On the poison-organs of Trachinus. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888 und Proc. Zool. Soc.

Porta, A., Ricerche anatomiche sull'apparecchio velenifero di alcuni pesci. Anat. Anz. XXVI. Bd. 1905.

Retzius, G., Über den Bau der Haut von Myxine glutinosa. Biol. Unters. N. F. XII. 1905.

Rolph, W., Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.

Sacchi, Maria, Sulla struttura del tegumento negli embrioni ed avannotti del Salmo lacustris. Rend. del R. Instituto Lombardo. Vol. XX. fasc. XV—XVI. Milano 1887.

— — Sulla struttura degli organi del veleno della Scorpena. Bull. Mus. di Zool. e Anat. comp. della R. Università di Genova. No. 30 e 36. 1895. Publ. i. d. Atti Soc. Ligust. Sc. Nat. e Geogr. Vol. VI.

Schulze, F. E., Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III.

— — Über kutikulare Bildungen und Verhornungen von Epithelzellen bei Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V (erstreckt sich auch auf andere Wirbeltierklassen).

[1]) Vergl. auch die Literatur über die Sinnesorgane.

Digitized by Google

Schultze, M., Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon und ihr Verhalten im polaris. Licht. Arch. f. Anat. u. Phys. 1861.
Solger, B., Zur Kenntnis der Verbreitung von Leuchtorganen bei Fischen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX.
Solger, B., Über pigmentierte Zellen und deren Centralmasse. Mitteil. des naturw. Vereines von Neuvorpommern und Rügen. 22. Jahrg. 1890.
Ussow, M., Über den Bau der sogen. augenähnlichen Flecken einiger Knochenfische. Bull. Soc. imp. des Naturalistes de Moscou. T. LIV.
Wolff, G., Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. Jenaische Zeitschrift. Bd. XXIII. N. F. XVI. 1889.

b) Amphibien.

Calmels, Étude histologique des glandes à venin du crapaud et recherches sur les modifications apportées dans leur évolution normale par l'excitation électrique de l'animal. Arch. de Phys. T. XV. 1883.
Carrière, J., Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV. 1884.
Drasch, Beobacht. an lebenden Drüsen mit und ohne Reizung der Nerven derselben. Arch. f. Physiol. 1889.
— — Über die Giftdrüsen des Salamanders. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der VI. Versammlung zu Wien, 1892. (Vergl. auch Arch. f. Anat. u. Physiol. 1894.)
Eberth, Unters. z. norm. u. pathol. Anat. d. Froschhaut. Leipzig 1869. W. Engelmann.
Ecker, A. und Wiedersheim, R., Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—82. Osteologie und Myologie in II. Aufl. 1886. III. Aufl. bearbeitet von E. Gaupp.
Engelmann, W., Die Hautdrüsen des Frosches. Pflügers Arch. f. Physiol. Bd. V u. VI.
Esterly, C. O., The Structure and Regeneration on the Poison Glands of Plethodon University of California Publications, Zoology. Vol. I. Nr. 7. 1904. (Enth. ein ausführliches Literaturverzeichnis.)
Ficalbi, E., Ricerche sulla Struttura minuta della Pelle degli Anfibi. Pelle degli anuri della famiglia delle Hylidae. Atti della R. Accademia Peloritana in Messina. Anno XI. 1897. Enthält ein 174 Nummern umfassendes Literatur-Verzeichnis über die Amphibien.
Fischel, A., Zur Histologie der Urodelen-Cornea und des Flimmerepithels. Anatom. Hefte, XLVIII. Heft (XV. Bd., H. 2) 1900.
Göppert E., Zur Phylogenie der Wirbeltierkralle. Morph. Jahrb. Bd. XXV. 1896. (Bezieht sich auf Amphibien und Amnioten.)
Halter, B., Über das blaue Hochzeitskleid des Grasfrosches. Zool. Anz. Nr. 207. 1885.
Heidenhain, M., Über das Vorkommen von Interzellularbrücken zwischen glatten Muskelzellen und Epithelzellen des äusseren Keimblattes und deren theoretische Bedeutung. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893.
— — Die Hautdrüsen der Amphibien. Sitz.-Ber. d. Würzburger Physikal.-med. Gesellsch. 1893.
Hoffmann, C. K., Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreiches. Abt. Amphibien
Huber, O., Über Brunstwarzen bei Rana temporaria Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV.
Junius, P., Über die Hautdrüsen des Frosches. Arch. f. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte. 47. Bd. 1896.
Kromeyer, E., Einige epitheliale Gebilde in neuer Auffassung. Beiträge zur Pigmentfrage. Dermatol. Zeitschr. Bd. IV. H. 3. 1897.
Langerhans, P., Über die Haut der Larve von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX.
Leydig, F., Die Anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877.
— — Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
— — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt 1857.
— — Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
— — Zum Integument niederer Tiere abermals. Biolog. Centralbl. XII. Bd. Nr. 14 und 15. 1892. (Behandelt vorzugsweise Amphibien, daneben auch Fische, Reptilien und Mollusken. Der Verfasser gibt darin eine Übersicht über alle seine zahlreichen Arbeiten, soweit sie sich auf das Integument der Wirbeltiere beziehen [vergl. auch Bd. XIII. 1893]).
— — Vaskularisiertes Epithel. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LII. 1998. (Enth. u. a. eine Literatur-Übersicht über bis zur Epidermis vordringende Blutgefässe bei Anneliden und Amphibien.)

Digitized by Google

Maurer, F., Glatte Muskelzellen in der Cutis der Anuren und ihre Beziehung zur Epidermis. Morphol. Jahrb. Bd. XXI. 1894.
— — Die Vaskularisierung der Epidermis bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose. Morphol. Jahrb. Bd. XXVI. 1898.
Nicoglu, Ph., Über die Hautdrüsen der Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool. LVI. Bd. 1893. (Enthält auch ein ausgedehntes Literaturverzeichnis.)
Paulicki, Über die Haut des Axolotls. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV. 1884.
Pfitzner, W., Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.
— — Die Leydig'schen Schleimzellen in der Epidermis der Larve von Salamandra maculosa. Inaug.-Diss. Kiel 1879.
Sarasin, P. und F., Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus (vergl. die Literatur der Monographien.)
Schuberg, A., Über den Bau und die Funktion der Hafttapparate des Laubfrosches. In: Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. X. 1891.
— — Beitr. zur Kenntnis der Amphibienhaut. Zool. Jahrb. VI. Bd.
Schulz, P., Über die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1889.
Studnička, F. K., Über die Struktur der sog. Cutikula und die Bildung derselben aus den interzellularen Verbindungen in der Epidermis. Sitz.-Ber. d. k. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. Math.-naturw. Klasse. 1897.
Tonkoff, W., Über die elast. Fasern in der Froschhaut. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LVII. 1900.
Weiss, O., Über die Hautdrüsen von Bufo cinereus. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIII. 1898.
Wiedersheim, R., Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
— — Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XXVII.
Zalesky, Über das Samandarin, med.-chem. Untersuchungen, herausgeg. von Hoppe-Seyler. Berlin 1866.

c) Reptilien.

Batelli, A., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Reptilienhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII.
Blanchard, A., Recherches sur la structure de la peau des lézards. Bull. de la Soc. zool. de France 1880.
Braun, M., Zur Bedeutung der Kutikularborsten auf den Haftlappen der Geckoniden. Arb. aus d. zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. IV.
Cartier, O., Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. Verhandl. der phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. III. V.
Fiealbi, E., Ricerche istologische sul Tegumento dei Serpenti. Atti d. Soc. Toscana d. Scienze nat. Vol. IX. 1888. (Ein Auszug in franz. Sprache erschien im Arch. Ital. di Biologie. T. X. Turin 1888.)
— — Osserv. sulla Istologia della Pelle dei Rettili Cheloniani. Atti d. R. Accadem. dei Fisiocritici. Ser. IV. Vol. I. Siena 1889.
Giacomini, E., Sulle glandule cutanee dorsali („organi dorsali") dei Coccodrilli. Monit. Zool. Ital. Anno XIV. 1903.
Hoffmann, C. K., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abtl.: Reptilien.
Kerbert, C., Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII.
Lvoff, Beitr. zur Histologie der Haut der Reptilien. Bulletin. Moscou 1885.
Oppenheimer, E., Über eigentümliche Organe in der Haut einiger Reptilien. Ein Beitrag zur Phylogenie der Haare. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe, V. Bd. 3. H. 1896.
Osawa, G., Beiträge zur feineren Struktur des Integumentes der Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat. etc. Bd. XLVII. und die folg. Bände.
Strong, R. M., The development of the primitive feather. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard College. Vol. XL. No. 3. 1902. (Enthält u. a. ein ausführl. Literaturverzeichnis.)
Thilenius, G., Der Farbenwechsel von Varanus griseus, Uromastix acanthinurus und Agama inermis. Morphol. Arbeit. VII. Bd. 3. H. 1897.
Tornier, G., Ein Eidechsenschwanz mit Saugscheibe. Biol. Centralbl. Bd. XIX. 1899.

Digitized by Google

d) Vögel.

Davis, H. R., Zur Entwickelung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentalgebilden. Morphol. Jahrb. Bd. XV. 1889. (Enthält u. a. eine ausgedehnte Literaturübersicht.)
Dumes, W., Über Archaeopteryx. (Vergl. die allgem. Übersicht der Vogel-Literatur.)
Ficalbi, E., Sulla architettura istologica di alcuni peli degli uccelli con considerazioni sulla Filogenia dei peli e delle penne. Atti della Società Toscana di Science Naturali Memor. Vol. XI. 1890.
Gardiner, E., Beitr. zur Kenntnis des Epitrichiums und der Bildung des Vogelschnabels. Inaug.-Dissert. Leipzig 1884.
Haecker, V., Über die Farben der Vogelfedern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.
Haecker, V. und Meyer, G., Die blaue Farbe der Vogelfedern. Zool. Jahrb. Abt. für Systematik, Geogr. u. Biologie der Tiere. XV. Bd. 2. H. 1901.
Hurst, C. H., The Structure and habits of Archaeopteryx. Studies in Biology from the Biological Departement of the Owens College. Vol. III. Manchester 1895.
Keibel, F., Zur Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Anat. Hefte. II. Abt. 1895. (Enthält auch ein umfassendes Literaturverzeichnis.)
Küster, E., Die Innervation und Entwickelung der Tastfeder. Morph. Jahrb. Bd. 34. 1905.
Leydig, F., Lehrbuch der Histologie. Frankfurt 1857.
Lunghetti, B., Contrib. alla conoscenza della configurazione, struttura e sviluppo della Glandula uropigetica di diverse specie di uccelli. Arch. italian. di Anat. e di Embr. Vol. II. 1903. (Vergl. Anat. Anz. Jahrg. 1902.)
de Meijere, J. C. H., Über die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung. Morphol. Jahrb. XXIII. Bd.
Nitsch, System der Pterylographie, herausgeg. v. Burmeister, Halle 1840.
Studer, Th., Die Entwickelung der Federn. Inaug.-Diss. Bern 1873.
— — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Feder. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.

e) Säuger (Milchdrüsen).

Adachi, B., Hautpigment beim Menschen und bei den Affen. Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol. Bd. VI. H. 1. 1903. (Enthält u. a. eine sehr wertvolle Literaturübersicht.)
— — und Fujisawa, Mongolen-Kinderfleck bei den Europäern Ebendaselbst.
Alsheimer, A., Über die Ohrenschmalzdrüsen. Inaug.-Dissert. Würzburg 1888.
Backmund, K., Entw. der Haare und Schweissdrüsen der Katze. Anatom.-Hefte. 70 80 H. (26. Bd., H. 2/3). 1904.
von Bardeleben, K., Über 600 neue Fälle von Hyperthelie bei Männern. Verhandl. der Anat. Gesellschaft auf der VI. Versammlung zu Wien, 1892.
Beard, J., The Bir-period of Trichosurus vulpecula. Zoolog. Jahrb. XI. Bd. 1897. (Handelt u. a. von der Anlage des Mammarorgans.)
Blanchard, R., Sur un cas de polymastie et sur la signification des mamelles surnuméraires. Bull. de la Société d'anthropologie, Séance du 19 Mars 1885.
Blaschko, A., Beiträge zur Anatomie der Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX.
Bonas, J. E. V., Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1884. (Vergl. auch Bd XXI. 1894.)
Bonnet, R., Haarspiralen und Haarspindeln. Morphol. Jahrb. Bd. XI.
— — Über Eingeweidemelanose. Verhandl. d. Physikal.-Med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. XXIV. Bd. 1890.
— — Über Hypertrichosis congenita universalis. Anat. Hefte, herausgeg. von F. Merkel und R. Bonnet. Heft III. 1892.
— — Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Anatom. Ergebnisse. Bd. II. 1892.
— — Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Geschichte. VII. Bd. 1897.
Bowen, J. T., The epitrichial Layer of the human Epidermis. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.
Brandt, A., Zur Phylogenie der Säugetierhaare. Biol. Centralbl. XX. Bd. Nr. 17. 1900.
Bresslau, E., Beiträge zur Entw.-Gesch. der Mammarorgane bei den Beuteltieren. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. IV. H. 2. 1902.
— — Weitere Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie des Mammarapparates der Säugetiere. Anat. Anz. XXI. Bd. 1902.

Digitized by Google

Bresslau, E., Zur Entwickelung der Beutels der Marsupialier. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1904.
Burckhardt, G., Über embryonale Hypermastie und Hyperthelie. Anat. Hefte. I. Abt. Heft 26 (8. Bd. H. 5). 1897.
Calef, A., Studio istologico e morfologico di un' appendice epiteliale del pelo nella pelle del Mus decumanus var. albina e del Sus scropha. Anat. Anz. XVII. Bd. 1900.
Carlsson, A, Beitr. z. Anat. der Marsupialregion bei den Beuteltieren. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. XVIII. H. 4. 1903.
Creighton, C., On the Development of the Mamma etc. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XI.
von Dombrowski, R., Gewehe und Gehörne. Naturwissenschaftl. Studie. Wien 1885. Mit 40 Tafeln in Tondruck.
Ebner, v. V., Mikr. Studien über Wachstum und Wechsel der Haare. Wien. Sitz.-Ber. Bd. LXXIV. Abt. III.
Ecker, A., Über abnorme Behaarung des Menschen etc. Gratul.-Schrift f. v. Siebold, 1878. Abgedr. im „Globus" 1878.
— — Der Steissbeinwirbel (Vertex coccygeus), die Steissbeinglatze (Glabella coccygea) und das Steissbeingrübchen (Fovrola coccygea) etc. Arch. f. Anthropologie. Bd. XII.
Eckert, A., Zur Kenntnis der Schenkelmammae. Ber. d. Naturforsch.-Gesellsch. zu Freiburg i. Br. Bd. X. H. 1.
Eggeling, H., Über die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. I. Mitt.: Die ausgebildeten Mammardrüsen der Monotremen und die Milchdrüsen der Edentaten nebst Beobachtungen und die Speicheldrüsen der letzteren. Aus Semon, Zool. Forsch.-Reisen in Australien und dem Malayisch. Archipel. (Jenaische Denkschr. Bd. VII.
— — Über die die Hautdrüsen der Monotremen. Verhandl. der anat. Gesellsch. XIV. Versamml. Pavia 1900.
— — Über die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. Aus Semon, Zoolog. Forschungsreisen. Bd. IV. Jen. Denkschr. Bd. VII. 1901.
— — Über die Schläfendrüse des Elefanten. Biol. Centralbl. XXI. Bd. 1901.
— — Über ein wichtiges Stadium in der Entwickelung des menschlichen Miehdrüse. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1904.
Emery, C., Über das Verhältnis der Säugetierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893.
Eschricht, Über die Richtung der Haare am menschlichen Körper. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1837.
Exner, S., Die Funktion der menschlichen Haare. Vortrag, gehalten i. d. Jahressitzung der K. K. Gesellsch. d. Ärzte in Wien am 20. März 1896. Biol. Centralbl. XVI. Bd. 1896.
Feiertag, F., Über die Bildung der Haare. Inaug.-Diss. Dorpat 1875.
Fjelstrup, A., Über d. Bau d. Haut bei Globiocephalus melas. Zool. Anz. XI. Jahrg. 1888.
Flemming, W., Ein Drillingshaar mit gemeinsamer innerer Wurzelscheide. Monatshefte für prakt. Dermatologie. II. Bd. No. 6. 1883.
Frédéric, J., Unters. über die Sinushaare der Affen, nebst Bemerkungen über die Augenbrauen und den Schnurrbart des Menschen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. VIII. 1905.
Galton, F., „Finger Prints" London (bei Macmillan & Co.). 1902.
Gegenbaur, C., Zur genaueren Kenntnis der Zitzen der Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.
— — Zur Morphologie des Nagels. Morph. Jahrb. Bd. X. 1885.
— — Zur Kenntnis der Mammarorgane der Monotremen. Leipzig 1886.
Graff, K., Vergl.-anatom. Unters. über den Bau der Hautdrüsen der Haussäugetiere und des Menschen. Inaug.-Diss. Leipzig 1879.
Grote, G., Über die Glandulae anales des Kaninchens. Inaug.-Diss. Königsberg 1891.
Haacke, W., Eierlegende Säugetiere. Humboldt, VI. Jahrg. Stuttgart 1887.
Hamburger, C., Studien zur Entwickelung der Mammarorgane. 1. Die Zitze von Pferd und Esel. Anat. Anz. XVIII. Bd. 1900.
Henneberg, Br., Die erste Entwickelung der Mammarorgane der Ratte. Anat. Hefte. I. Abt. Nr. 41. (13. Bd. H. 1.)
— — Zur Kenntnis der Abortivzitzen des Rindes. Anat. Hefte H. 77. 25. Bd. 1904.
von Hessling, Th, Über die Brunftfeige der Gemse. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI.
Huss, M., Beiträge zur Entw. der Milchdrüsen etc. Jenaische Zeitschr. Bd. VII.
Jakobis, Pathogenese der Pigmentirrungen und Entfärbungen der Haut. Referat aus den Sitzungen der dermatologischen Sektion auf dem X. internat. medizin. Kongress zu Berlin. Centralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. I. Bd. No. 20. 1890.

Digitized by Google

Kallius, E., Ein Fall von Milchleiste bei einem menschl. Embryo. Anat. Hefte, herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. 1. Abt. H. 24. (8. Bd. H. 1.) 1897.
Kaestchen, H., Die Pigmentflecken der Neugeborenen. Globus, Bd. 81. Nr. 15. 1902.
Keibel, F., Ontogonie und Phylogenie von Haar und Feder. Anat. Hefte. II. Abt. „Ergebnisse". 1895. Enthält auch ein umfassendes Literaturverzeichnis.
Kidd, W., The direction of hair in animals and man. London 1903.
Klaatsch, H., Zur Morphologie der Säugetierzitzen. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1883.
— — Zur Morphologie der Tasthallen der Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. XIV. 1888.
— — Über die Beziehungen zwischen Mammartasche und Marsupium. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1892. (Vergl. auch Bd. XX. 1893.)
— — Über Marsupialrudimente bei Placentaliern. Morphol. Jahrb. Bd. XX. 1893.
— — Über die Herkunft der Sklerobiasten. Morphol. Jahrb. Bd. XXI. 1894.
— — Über die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Sklerobiasten aus dem Ektoderm. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der IX. Versamml. zu Basel. 1895.
— — Studien zur Geschichte der Mammarorgane. Teil I. Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. Jena (Semon's Zoolog. Forschungsreisen) 1895. (Vergl. auch das Literaturverzeichnis für Geschlechtsorgane.)
von Koelliker, A., Über die Entwickelung der Nägel. Sitz.-Ber. d. Würzb. Physik.-Med. Gesellsch. 1888.
Kromayer, Oberhautpigment der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. 42. Bd. 1893.
— — Einige epithel. Gebilde in neuer Auffassung. Beitr. zur Pigmentfrage. Dermatol. Zeitschr. Bd. VI. 1894.
Kükenthal, W., Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jahrb. V. Bd. 1890.
— — Über Reste eines Hautpanzers bei Zahnwalen. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.
— — Vergl. anat. u. entwickelungsgeschichtl. Untersuchungen an Sirenen. In: Zoolog. Forschungsreisen in Australien etc. von R. Semon. IV. Bd. 1. Lief. 1897.
Lebouceq, H., Rech. sur la Morphologie de la main chez les Mammifères marins etc. Arch. de Biologie. T. IX. 1889. (Behandelt u. a. auch die Nagelbildungen.)
Leche, W., in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches.
Leichtenstern, Über überzählige Brüste. Arch. f. pathol. Anat. 1878.
Leydig, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt 1857.
— — Über die äusseren Bedeckungen der Säugetiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859.
— — Zur Deutung der epidermoidalen Organe im Integument von Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. u. Ent.-Gesch. LII. Bd. 1898.
List, J., Über die Herkunft des Pigmentes in der Oberhaut. Biolog. Centralbl. X. Bd.
Lwoff, W., Beitr. z. Histol. des Haares, der Borste, des Stachels u. d. Feder. Bull. de la soc. imp. d. Naturalistes, Moscou 1884.
Martin, C. J., and Tidswell, Frank, Observ. on the femoral Gland of Ornithorhynchus etc. Proc. Linn. Soc. N. South Wales. Vol. IX.
Maurer, F., Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen, und deren gegenseitige Beziehungen, ein Beitrag zur Phylogenese der Säugetiere. Morphol. Jahrb. XVIII. u. XX. Bd. 1892, 1893. Vergl. auch: „Zur Kritik meiner Lehre von der Phylogenese der Säugetierhaare". Ebendaselbst. XXVI. Bd. 1898. (Polemik gegen Keibel.)
de Meijere, J. C. H., Über die Haare der Säugetiere, besonders über ihre Anordnung. Morphol. Jahrb. Bd. XXI. 1894. Über ihre Gruppenstellung vergl. Anatom. Anz. XVI. Bd.
Michaelis, L., Beitr. z. Kenntnis der Milchsekretion. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LI. Bd. 1898.
Nörner, C., Über den feineren Bau des Pferdehufes. Arch. f. mikr. Anat Bd. XXVIII. 1886.
Orlandi, S., Contrib. allo studio della struttura e dello sviluppo della glandula uropigetica degli uccelli. Boll. dei Musei di Zool. e Anat. comp. della Univ. di Genova. Nr. 114. 1902.
Pinkus, F., Über einen bisher unbekannten Nebenapparat am Haarsystem des Menschen: Haarscheiben. Dermatol Zeitschr. Bd. IX. H. 4 und Bd. X. H. 3. 1902/03.
— — Zur Kenntnis des Haarsystems des Menschen. 2. Mitteilg. Dermat. Zeitschr. Bd. X. H. 3. 1903
Poulton, E. B., The Structure of the Bill and Hairs of Ornithorhynchus paradoxus; with a Discussion of the Homologies and Origin of Mammalian Hair. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 36. N. S. 1894. Enthält sehr wertvolle kritische Bemerkungen über die neuere Literatur der Horngebilde im allgemeinen.
Profe, O., Beitr. z. Ontogenie und Phylogenie der Mammarorgane. Anat. Hefte. XXXVI. Heft. (XI. Bd. H. III.) 1898.

Digitized by Google

Rauber, A., Über den Ursprung der Milch und die Ernährung der Frucht im allgemeinen. Leipzig 1879.
Rawitz, H., Über den Bau der Cetaceenhaut. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIV. 1899.
Reh, Die Schuppen der Säugetiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIX. 1894.
Rein, G., Untersuchungen über d. embr. Entwickelungsgeschichte der Milchdrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX u. XXI. 1882.
Ruge, G., (Vergl. die über die Hautmuskulatur der Monotremen handelnde Schrift dieses Autors. Daselbst finden sich wertvolle Mitteilungen über den Brutbeutel von Echidna.)
Schickele, G., Beitr. z. Morphol. u. Entwicklg. d. normalen u. überzähligen Milchdrüsen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. I. H. 3. 1899.
Schlaginhaufen, O., Das Hautleistensystem der Primatenplanta. Morphолog. Jahrb. Bd. 33—34. 1905. (Enth. u. a. ein umfassendes Literaturverzeichnis.)
Schmidt, H., Über normale Hyperthelie menschl. Embryonen. Anat. Anz. XI. Bd. No. 23/24. März 1896.
— — Über normale Hyperthelie menschl. Embryonen und über die erste Anlage der menschl. Mlchdrüsen überhaupt. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. VII. Bd. 1. Heft. 1897.
— — Über die Entwickelung der Milchdrüse und die Hyperthelie menschl. Embryonen. Morphol. Arb. VIII. Bd. H. 2. 1898.
Schultze, O., Über die erste Anlage des Milchdrüsenapparates. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.
— — Milchdrüsenentwickelung und Polymastie. Sitz.-Ber. d. Würzburger Physik.-Mediz. Gesellschaft. VIII. Sitz. v. 7. Mai 1892. Vergl. ferner: Verhandl. d. Physik.-Mediz. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. XXVI. Bd. 1893.
Schwalbe, G., Über den Farbenwechsel winterweisser Tiere. Ein Beitrag zur Lehre vom Haarwechsel und zur Frage nach der Herkunft des Hautpigments. Morphолog. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. II. Bd. 3. Heft. (Enthält auch eine umfassende Literaturübersicht über die Pigmentfrage.)
— — Über die vermeintlichen offenen Mammartaschen bei Huftieren. Morphol. Arbeiten. VIII. Bd. 2. 1898.
— — Über Ballen, Linien und Leisten der Hand. Strassburg. Mediz. Zeitung. 2. Heft. 1905.
Sell, K., Über Hyperthelie, Hypermastie und Gynäkomastie. Inaug.-Diss. Freiburg i. Br. 1894. (Auch veröffentlicht in dem Ber. der Naturf.-Gesellschaft zu Freiburg i. Br. Bd. IX.)
Semon, R., Bemerk. über die Mammarorgane der Monotremen. Morphol. Jahrbücher. Bd. XXVII. 1899.
Spuler, A., Über die Regeneration der Haare. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. zu Tübingen. 1899.
Stieda, L., Über den Haarwechsel. Biolog. Zentralbl. VII. Bd. 1887. Enthält auch die einschlägige Literatur.
Stöhr, Ph., Entw.-Gesch. des menschl. Wollhaares. Anat. Hefte. H. 71. (23. Bd.) 1903. (Enth. u. a. eine historische Übersicht über die Ontogenie des Haares und wertvolle Literaturangaben.)
Strahl, H., Die erste Entwickelung der Mammarorgane beim Menschen. Verhandl. der Anat. Gesellsch. zu Kiel. 1898.
Torri, G. Silvio, Sul Significato di un' appendice epiteliale dei follicoli piliferi nel l'uomo. Ricerche Lab. Anat. Roma e altri Lab. Biolog. Vol. V. 1896.
Unger, E., Beitr. z. Anat. u. Physiol. der Milchdrüse. Anat. Hefte. Referate u. Beitr. z. Anat. u. Entw.-Gesch. I. Abt. Arbeiten aus anatom. Instituten. XXXII. Heft. (X. Bd. H. II.) 1898.
Unna, P., Beitr. zur Histologie und Entwickelungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
Waldeyer, W., Atlas der menschlichen u. tierischen Haare, sowie der ähnlichen Fasergebilde. Herausg. v. J. Grimm in Offenburg. Lahr 1884.
Walter, H. E., On transitory epithelial Structures associated with the Mammary Apparatus in Man. Anat. Anz. XXII. Bd. 1902.
Weber, M., Über neue Hautsekrete bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1888.
— — Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugetieren. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893. (Zwei Abhandl.)
Wilder, H. H., Palms und Soles. Americ. Journ. Anat. Vol. I. Nr. 4. 1902.

Digitized by Google

Wilder, H. H., Scientific Palmistry. Popul. Science Monthly, November 1902.
— — Palm and Sole Impressions and their use for purposes of personal Identification. Ebendaselbst. September 1903.
— — Racial differences in Palm and Sole Configuration. Americ. Anthropologist (N. S.). Vol. 6. No. 2. 1904.
Wilson, J. T., and Martin, C. J., Further Observations upon the Anatomy of the Integumentary Structures in the Muzzle of Ornithorhynchus Proc. Linn. Soc. of New South Wales. Vol. IX. (Series 2nd) 1894.
— — a) Observations on the femoral gland of Ornithorhynchus etc.
b) Observation upon the Anat. and Relations of the „Dumb Bell-Shaped" Bone in Ornithorhynchus.
c) On the Nasal Septum in the Genera Ornithorhynchus and Echidna. Ebendaselbst.
Whipple, J. L., The Ventral Surface of the Mammalian Chiridium with special reference to the Conditions found in Man. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. VII. 1904.
Zander, R., Die frühesten Stadien der Nagelentwickelung und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. Jahrg. 1884.
— — Untersuch. über den Verhornungsprozess. II. Mitteil. Der Bau der menschlichen Epidermis. Ebendaselbst. Jahrg 1888.

B. Hautskelett.

Bienz, A., Dermatemys Mavii Gray, eine osteol. Studie mit Beitr. z. Kenntnis vom Bau der Schildkröten. Revue Suisse de Zoologie. III. Bd. 1895. (Enthält u. a. eine genaue Schilderung des architektonischen Baues der Schildkrötenschale.)
Benda, C., Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier. Arch. f. mikr. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. XX.
Göldi, E., Kopfskelett und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Balistes capriscus und Acipenser ruthenus. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XVII. N. F. X. Bd. 1884.
Götte, A., Über die Entwickelung des knöchernen Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI. 3. 1899.
Hayecraft, J. B., The Development of the Carapace of the Chelonia. Transact. Royal Soc. of Edinburgh. Vol. XXXVI. part. 2. 1891.
Hertwig, O., Über den Bau und die Entwickelung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII. N. F. I.
— — Über das Hautskelett der Fische (3 Aufsätze.) Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876. Bd. V. 1879. Bd. VII. 1881
Hofer, B., Über den Bau und die Entwickelung der Cykloid- und Ctenoidschuppen. Sitz.-Ber. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München. 1889.
Hoffmann, C. K., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abt.: Reptilien (Hautskelett der Schildkröten etc.)
Jaekel, O., Über Coccosteus und die Beurteilung der Placodermen. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. naturf. Freunde. Jahrg. 1902. Nr. 5. 1902.
Klaatsch, H., Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanz-Gewebe. Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890. (Enthält ein ausführliches Literaturverzeichnis.)
Lutaste, F., Les cornes des Mammifères etc. (vergl. das Kopfskelett der Sänger.)
Leydig, F., Histol. Bemerkungen über den Bau von Polypterus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V.
Markert, F., Die Flossenstrahlen von Acanthias. Ein Beitrag zur Kenntnis der Hartsubstanzgebilde der Elasmobranchier. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. IX. Bd. 1896.
Nickerson, W. S., The Development of the scales of Lepidosteus. Bull. Mus. Comp. Zoology at Harward College. Vol. XXIV. Nr. 5.
Osborn, H. F., Glyptotherium Texanum, a new Glyptodont, from the lower pleistocene of Texas. Bull. Americ. Mus. of Nat. Hist. Vol. XIX. 1903.
Parker, G. H., Correlated Abnormalities in the Scutes and Bony Plates of the Carapace of the Sculptured Tortoise. Americ. Naturalist. Vol. 35. Nr. 409. 1901.
Peters, W., (Schildkrötenpanzer). Arch. f. Anat. u. Physiol. 1839.
Rathke, H., Entwickelung der Schildkröten. Braunschweig 1848.
Reissner, Über die Schuppen von Polypterus und Lepidosteus. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859.
Römer, F., Über den Bau und die Entwickelung des Panzers der Gürteltiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 27 (vergl. auch den gegen M. Weber gerichteten,

Digitized by Google

dasselbe Thema behandelnden Aufsatz dieses Autors im Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893: „Zur Frage nach dem Ursprung der Schuppen der Säugetiere".

Siebenrock, F., Zur Systematik der Schildkrötenfamilie Trionychidae Bell, nebst der Beschreibung einer neuen Cyclanorbis-Art. Sitz.-Ber. K. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-Naturw. Kl. Bd. XCI. Abt. I. Oktober 1902. (Behandelt das Plastron.)

Wiedersheim, R., Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

— — Zur Histologie der Dipnoërschuppen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880.

Williamson, W. C., Investig. into the structure and development of the Scales and Bones of Fishes. Philos. Trans. 1852. Part. II.

Über den Hautpanzer fossiler Fische, Amphibien und Reptilien handeln:

Agassiz, L., Poissons fossiles.

Bauer, G., Osteol. Notizen über fossile Reptilien. III. Zool. Anz. 1886.

Credner, H., Die Stegocephalen (Labyrinthodonten) aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. Zeitschr. d. deutschen geolog. Gesellsch. 1881—1893.

Fraas, O., Aëtosaurus ferratus Fr. Die gepanzerte Vogelechse aus dem Stubensandstein bei Stuttgart. Stuttgart 1877.

Fritsch, A., Die Reptilien und Fische der böhmischen Kreideformation. Prag 1878.

— — Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Performation Böhmens. Prag 1879—85. (Von diesem noch in Fortsetzung begriffenen, grossartig angelegten Werke sind bis jetzt die Amphibien vollständig erschienen.)

Marsh, O. C., Zahlreiche Aufsätze im American Journal of Sciences and arts.

Meyer, H. v., Zahlreiche Aufsätze in Palaeontographica, z. B. in Bd. VI. Archegosaurus.

Rütimeyer, L., Über den Bau von Schale und Schädel bei lebenden und foss. Schildkröten. Verhdl. der naturf. Ges. in Basel. VI. 1. 1872.

Traquair, Ramsay H., On Silurian Fishes. Trans. Roy. Soc. Edinb Vol. XXXIX. Decbr. 1899. (Vergl. das Referat hierüber von A. Smith Woodward in Geolog. Magaz. N. S. Decade IV. Vol. VII. Febr. 1900.

Zahlreiche, z. gr. T. aus der Feder Huxley's und Owen's stammende Abhdl. finden sich in verschiedenen englischen Akademie- und Gesellschaftsschriften.

Vergl. auch die schönen Arbeiten Dollo's über fossile Reptilien. Sie finden sich alle im Bulletin du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique von 1882 an. Am wichtigsten darunter ist die „Troisième note sur les Dinosauriens de Bernissart", tome II. 1883.

C. Inneres Skelett.

1. Wirbelsäule.

a) Fische.

Agassiz, A., On the young stages of osseous fishes. Proceed. of the Americ. acad. of arts and Sciences Vol. XIII und XVI.

Agassiz, L., Rech. sur les poissons fossiles. Neuchâtel 1833—43.

Balfour, F. A., A Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

Balfour, F. M., and Parker, W. N., On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. transact. of the Royal Society. II. 1882.

Boeke, J., Über die ersten Entwickelungsstadien der Chorda dorsalis, „Petrus Camper". Dl. 1. Afl. 4. 1902.

Calberla, E., Über die Entw. des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. III. 1887.

Cartier, O., Beitr. z. Entw.-Gesch. der Wirbelsäule. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl. 1875.

Claus, C., Über die Herkunft der die Chordascheide der Haie begrenzenden äusseren Elastica. Sitz.-Ber. k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien vom 4. Mai 1894. (Akadem. Anzeiger Nr. XII.)

Ebner, V. v., Über den feineren Bau der Chorda dorsalis der Cyklostomen. Sitz.-Ber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CIV. Abt. III. Jan. 1895.

— — Über den feineren Bau der Chorda dorsalis von Myxine nebst weiteren Bemerkungen über die Chorda von Ammocoetes. Sitz.-Ber. K. Akad. d. Wissensch. in Wien Math. naturw. Kl. Bd. CIV. Abt. III. Juni 1895.

Digitized by Google

Ebner, V. v., Über die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien. Bd. CV. Abt. III. 1896.
— — Über den feineren Bau der Chorda dorsalis von Acipenser. Sitz.-Ber. k. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. CV. Abt. III. 1896.
— — Über den Bau der Chorda dorsalis des Amphioxus lanceolatus. Ebendaselbst.
— — Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXII. 1896.

Eimer, G. H. Th., Vergl. anat.-physiol. Untersuchungen über das Skelett der Wirbeltiere. Die Entstehung der Arten. III. T. (Nach dem Tode des Verfassers herausgegeben von C. Fickert und Dr. Gräfin M. v. Linden. Leipzig 1901.) [Erstreckt sich auf das gesamte Skelett und umfasst alle Klassen der Wirbeltiere.]

Gegenbaur, C., Über das Skelettgewebe der Cyklostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. V.
— — Über die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergl. anat. Bemerkungen. Ebendaselbst Bd. III.

Götte, A., Beiträge zur vergl. Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.
— — Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

Grassi, B., Beitr. z. näheren Kenntnis der Entwickelung der Wirbelsäule der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1882.
— — Lo Sviluppo della Colonna vertebrale nei Pesci ossei. Reale Accademia dei Lincei. anno CCLXXX 1882—83.

Harrison, Granville Ross, On the Occurence of Tails in Man, with a description of the Case reported by Dr. Watson. Johns Hopkins Hospital Bull. Vol. XII. Nos. 121—122—123. April—May—June, 1901.

Hasse, C., Die fossilen Wirbel. Morphol. Jahrb. II (1876), III (1877), IV (1878). Vergl. auch die in der allgemeinen Übersicht über die Fischliteratur aufgeführten Arbeiten dieses Autors.
— — Das natürliche System der Elasmobranchier etc. Jena 1879—82.
— — Beitr. zur allgem. Stammesgeschichte der Wirbeltiere. Jena 1883.
— — Die Entwickelung der Wirbelsäule der Elasmobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. 1892.
— — Die Entwickelung und der Bau der Wirbelsäule der Ganoiden. Ebendaselbst. Bd. LVII. 1893. — Der Cyklostomen. Ebendaselbst. LVII. Bd. 1893.

Hubrecht, A. A. W., und Sagemehl, Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Abt.: Fische.

Joseph, H., Über das Achsenskelett des Amphioxus. Z. f. w. Zool. Bd. LIX. 3. 1895. (Enth. u. a. die ganze Literatur.)

Klaatsch, H., Beitr. z. vergl. Anatomie der Wirbelsäule. Morphol. Jahrb. Bd. XIX, XX, XXII, XXIII.

Koelliker, A., Über die Beziehung der Chorda zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderer Fische. Verhandl. der physik.-mediz. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. X.
— — Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier. Abhdlg. der Senckenberg. Gesellsch. zu Frankfurt. Bd. V.
— — Über das Ende der Wirbelsäule der lebenden Teleostier und einiger Ganoiden. Gratul.-Schrift f. d. Univ. Basel 1860.

Langerhans, P., Untersuch. über Petromyzon Plan. Verhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. 1875.

Leydig, F., Anat.-hist. Unters. über Fische und Reptilien. Berlin 1853.

Lvoff, B., Vergl.-anat. Studien über die Chorda und die Chordascheide. Bull. Soc. imp. d. Naturalistes de Moscou. 1887.
— — Über Bau u. Entw. der Chorda von Amphioxus. Mitt. Zool. Station zu Neapel. Bd. IV. 1890.
— — Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren. Bull. de Moscou 1894.

Mayer, P., Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitteil. der Zool. Station zu Neapel. VI. Bd. 1885. (Enthält unter anderem auch sehr wertvolle Notizen über die Wirbelsäule.)

Müller, Aug., Beobacht. zur vergl. Anat. der Wirbelsäule. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1853.

Müller, J., Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—45.

Müller, W., Über den Bau der Chorda dorsalis. Jenaische Zeitschr. 1871.

Rabl, C., Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morph. Jahrb. Bd. XIX. 1892.

Digitized by Google

Retzius, G., Über das hintere Ende des Rückenmarkes bei Amphioxus, Myxine und Petromyzon. Biol. Unters. N. F. VII. 1895.
Rolph, W., Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanc. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.
Scheel, C., Beitr. z. Entwickelungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morphol. Jahrb. Bd. XX. 1893.
Schmidt, L., Unters. z. Kenntnis des Wirbelbaues von Amia calva. Inaug.-Dissert. Strassburg i. E. 1892.
Schmidt, V., Das Schwanzende der Chorda dorsalis bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte, herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. I. Abt. VI./VII. Heft (II. Band, Heft III/IV).
Schneider, A., Beiträge z. vergl. Anat. und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879. (Enthält Beitr. für Amphioxus u. die Cyklostomen.)
Stannius, H., Handb. der Anatomie der Wirbeltiere. I. Die Fische. 1854.
Studnička, F. K., Über das Gewebe der Chorda dorsalis und den sog. Chordaknorpel. Sitz.-Ber. d. K. Böhm. Gesellsch. d. Wissensch. Math.-naturw. Kl. 1897.
Ussow, S., Zur Anat. u. Entw.-Gesch. d. Wirbeltiere der Teleostier. Bull. de Moscou, 1900.

b) Dipnoër.

Bischoff, Th., Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840.
Günther, A., Description of Ceratodus Forsteri. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1871.
Hasse, C., Die Entwickelung der Wirbelsäule der Dipnoi. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. 4.
Hyrtl, J., Lepidosiren paradoxa. Prag 1845.
Owen, R., Description of the Lepidosiren annectens. Linnean Soc. Vol. XVIII, 1839.
Wiedersheim, R., Das Skelett u. Nervensystem von Lepidosiren annectens (Protopterus). Morphol. Studien. H. I. Jena 1880.

c) Amphibien und Reptilien.

Albrecht, P., Über einen Processus odontoides des Atlas bei den urodelen Amphibien. Centralbl. f. die mediz. Wissenschaft. 1878.
— — Über den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbeltiere gelegenen Wirbel, und den Nervus spinalis I s. proatlanticus. Zool. Anz. Bd. III. 1880.
— — Note sur la présence d'un rudiment de Proatlas sur un exemplaire de Hatteria punctata. Extr. du Bull. d. Musée royale d'hist. nat. de Belgique. Tome II. 1883.
— — Notes sur une hémivertèbre gauche surnuméraire de Python Sebae. Extr. d. Bull. d. Musée royale d'hist. nat. d. Belgique. Tome II. 1883.
— — Note sur le basi-occipital des batraciens anoures. Extr. d. Bull. de Musée royale d'hist. nat. d. Belgique. Tome II. 1883.
Baur, G., Osteolog. Notizen über Reptilien. Zool. Anz. IX. und X. Jahrg. 1886, 1887. (Behandelt die Wirbelsäule von Sphenodon punctatum, der Crocodilier, Chelonier und zahlreiche andere Skeletteile.)
— — Über die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. Biol. Centralbl. VI. Bd. 1886.
— — Über den Proatlas einer Schildkröte. (Platypeltis spinifer Les.) Anat. Anz. X. Bd. 1895.
Bergfeldt, A., Chordascheiden und Hypochorda bei Alytes obstetricans. Anatom. Hefte, herausg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. I. Abt. H. 21. (7. Bd. H. 1.)
Blessig, E., Eine morphologische Untersuchung über die Halswirbelsäule der Lacerta vivipara. Inaug.-Diss. Dorpat 1885.
Claus, C., Beitr. z. vergl. Osteologie der Vertebraten. Sitz.-Ber. d. Kais. Akademie d. Wissensch. z. Wien. I. Abt. Bd. LXXIV. 1876.
Cope, E. D., Extinct Batrachia from the Perm. Form. of Texas. Bal. Bullet. Nr. 29; Proc. Americ. philos. Soc. 1878, 1880, 1886. Pal. Bull. Nr. 32 (handelt vom ganzen Skelett), Americ. Naturalist 1880, 1882, 1884, 1885, 1886. (Mehrere dieser Abhandlungen behandeln auch die übrigen Skeletteile.)
Davison, A., A Preliminary Contribution to the Development of the Vertebral Column and its Appendages. Anat. Anz. XIII. Bd. 1897. (Handelt von Amphiuma.)
Dollo, L., Sur la Morphologie de la Colonne vertébrale. Travaux du Laboratoire de Wimereux. 1892.

Digitized by Google

Ecker, A., u. Wiedersheim, R., Die Anatomie des Frosches. III. Aufl., bearb. von E. Gaupp.
Field, H. H., Bemerkungen über die Entwickelung der Wirbelsäule der Amphibien etc. Morphol. Jahrb. Bd. XXII. 1895.
Fraisse, P., Beitr. zur Anatomie des Pleurodeles Waltlii. Arb. aus d. zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. Bd. V.
— — Eigentümliche Strukturverhältnisse im Schwanz erwachsener Urodelen. Zool. Anz. III. Jahrg. 1880.
Gadow, H., On the Evolution of the Vertebral Column of Amphibia and Amniota. Philos. Transact. R. Soc. of London. Vol. 187 (1896) B.
Gegenbaur, C., Unters. z. vergl. Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.
Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
— — Über die Zusammensetzung der Wirbel bei den Reptilien. Zool. Anz. Nr. 458, 1894. (Handelt auch von Amphibien und Säugern.)
— — Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1896.
Hasse, C., Anatomische und paläontologische Ergebnisse. Leipzig 1878.
— — Die Entwickelung der Wirbelsäule von Triton taeniatus. Zeitschr. f. wiss. Zool. L. III. Bd. Suppl. 1892.
— — Die Entwickelung der Wirbelsäule der ungeschwänzten Amphibien. Ebendaselbst.
Hoffmann, C. K., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abt.: Amphibien und Reptilien. Leipzig und Heidelberg 1873—1883.
— — Beiträge zur vergl. Anatomie d. Wirbeltiere. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. IV.
Howes, G. B., and Swinnerton, H. H., On de Development of the Skeleton of the Tuatara, Sphenodon punctatus; with Remarks on the Egg on the Hatching and on the Hatched Young. Transact. Zool. Soc. London. Vol. XVI. P. I. 1901. (Behandelt das ganze Skelett.)
Marsh, O. C., Verschiedene Artikel über fossile Reptilien und Vögel. Americ. Journ. of Science and arts. Vol. XV—XXIII. Von besonderem Interesse ist der Artikel „The wings of Pterodactyles". Vol. XXIII.
Mivart, St. G., On the axial skeleton of the Urodela. Proc. Zool. Soc. London 1870.
Müller, E., Über die Abstossung und Regeneration des Eidechsenschwanzes. Jahr.-Ber. d. Ver. für vaterländ. Naturkunde in Württemberg. 52. Jahrg. Stuttgart 1896. pag. LXXXV.
Murray, J. A., The Vertebral Column of certain primitive Urodela: Spelerpes, Plethodon, Desmognathus. Anat. Anz. XIII. Bd. 1897.
Osawa, G., Beitr. zur Anat. d. Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. 51. 1898.
Peter, K., Die Wirbelsäule der Gymnophionen. Inaug.-Diss. Freiburg i. Br. 1894. (Erschien auch in den Berichten d. Naturforsch.-Gesellsch. zu Freiburg i. Br. Bd. IX.)
— — Über die Bedeutung des Atlas der Amphibien. Anat. Anz. X. Bd. 1895.
Reinhardt, A., Die Hypochorda bei Salamandra maculosa. Morph. Jahrb. Bd. 32. 1904.
Ridewood, W. G., On the Development of the Vertebral Column in Pipa and Xenopus. Anat. Anz. Bd. XIII. 1897.
Schauinsland, H., Weitere Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hatteria Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LVII. 1900. (Vergl. auch das Referat von Gaupp im Zool. Centralbl. VIII. Jahrg. 1901. Nr. 5, 6.)
Schwink, F., Über die Entwickelung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien. München 1889.
Siebenrock, F., Zur Kenntnis des Rumpfskelettes der Scincoiden, Anguiden und Gerrhosauriden. Annal. d. K. K. naturhistor. Hofmuseums. Bd X. H. 1. 1896. (Vergl. auch die Arbeiten von F. Siebenrock im Verzeichnis der auf einzelne Tiere, bezw. Tiergruppen etc. sich erstreckenden Arbeiten.)
Stannius, H., Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. II. Reptilien. 1854.
Tornier, G., Vergl. die Arbeiten über überzählige Bildungen in der Literatur des Gliedmassenskelets.
Vaillant, Léon, Mém. sur la disposition des vertèbres cervicales des chéloniens. Ann. scienc. nat. zool. art. No. VII.
Wiedersheim, R., Salamandrina perspicillata etc. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Annali del Museo civico. Vol. VII. Genua 1875.
— — Das Kopfskelett der Urodelen etc. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.
— — Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
— — Labyrinthodon Rütimeyeri etc. Abhandl. d. schweiz. paläont. Gesellschaft. Vol. V. 1878.

Digitized by Google

Wiedersheim, R., Zur Anatomie des Amblystoma Weismanni. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII.
— — Das Skelett von Pleurodeles Waltlii. In: Morph. Studien. Heft I. Jena 1880.
Zittel, K., Über Flugsaurier aus dem lithograph. Schiefer Bayerns. Palaeontographica. Bd. XXIX.

Vergl. ferner die verschiedenen paläontologischen Zeit- und Gesellschaftsschriften, wie namentlich die oben schon erwähnten Palaeontographica.

d) Vögel.

Dames W., Über Archaeopteryx. Paläont. Abhandl., herausgeg. von W. Dames und E. Kayser. Bd. II. Heft. 3. Berlin 1884.
Gegenbaur, C., Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Vögel etc. Jenaische Zeitschr. Bd. VI.
Hasse, C., und Schwarck, Stud. zu vergl. Anat. d. Wirbelsäule etc. in „Hasse, Anat. Studien, H. I."
Marsh, O. C., Odontornithes, A Monograph on the extinct toothed birds of North-America. Washington 1880.
— — Jurassic birds and their allies. Americ. Journ. of Science and arts. Vol. XXII.
Oort van, E. D., Beitr. zur Osteologie des Vogelschwanzes. Inaug.-Diss. Bern 1904.
Owen, R., Archaeopteryx lithographica. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1863.
Parker, W. K., On the Morphology of Birds. Proceed. Royal Soc. of London. Vol. 42. 1887.

e) Säugetiere.

Albrecht, P., Die Epiphysen und die Amphiomphalie der Säugetierwirbelkörper. Zool. Anzeiger. Leipzig 1879.
— — Note sur un sixième costoïde cervical chez un jeune Hippopotamus amphibius. Extr. du Bull. du Musée royale d'histoire naturelle de Belgique. Tome I. 1892.
— — Über die Wirbelkörperepiphysen und Wirbelkörpergelenke zwischen dem Epistropheus. Atlas und Wirbelkörpergelenke zwischen dem Epistropheus, Atlas und Occipitale der Säugetiere. Comptes rendus des internat. med. Kongresses. Kopenhagen 1884.
— — Über die Chorda dorsalis und sieben knöcherne Wirbelcentren im knorpeligen Nasenseptum eines erwachsenen Rindes. Biol. Centralbl. Bd. V. Nr. 5 u. 6.
Cornet, J., Note sur le prétendu Pro-Atlas des Mammifères et de Hatteria punctata. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 3me série. t. XV. 1888.
Cunningham, J., The Lumbar Curve in Man and the Apes with account of the topogr. Anatomy of the Chimpanzee, Orang Utan and Gibbon. R. Irish Academy, Cunningham Memoirs, No. II. 1886.
Ebner, V. von, Urwirbel und Umgliederung der Wirbelsäule. Sitz.-Ber. d. K. Akad d. Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. XCVII. Abt. III. 1888.
— — Über die Beziehungen der Wirbel zu den Urwirbeln. Ebendaselbst. Bd. CI. Abt. III. 1892.
Ecker, A., Der Steisshaarwirbel, die Steisbeinglatze und das Steisbeingrübchen etc. Arch. f. Anthropologie. Bd. XII.
Fol, H., Sur la queue de l'embryon humain. Comptes rendus. 1885.
Froriep, A., Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistrophens und der Occipital-Region. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886. (Handelt auch über die Vogelwirbelsäule.)
Gerlach, L., Ein Fall von Schwanzbildung bei einem menschl. Embryo. Morph. Jahrb. Bd. VI.
Grix, E., Beitrag zur Kenntnis der Halswirbelsäule der Ungulaten. Inaug.-Dissert. Bern 1900.
Hasse, C., und Schwarck, Studien zur vergl. Anatomie der Wirbelsäule etc. Hasse, Anat. Studien. Heft I.
Keibel, F., Über die Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen). Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anat. Abteilung) 1889.
— — Über den Schwanz des menschl. Embryos. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anatom. Abteilung) 1891. (Vergl. auch Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.)

Digitized by Google

Kohlbrugge, J. H. F., Bijdragen tot de Natuurlijke Geschiedenis van Menschen en Dieren. VI. Schwanzbildung und Steissdrüse des Menschen und das Gesetz der Rückschlagsvererbung. Natuurkund-Tijdschrift voor Ned.-Indië, Dl. LVII. 1897.
Koelliker, A., Über die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Sitz.-Ber. d. Würzb. Phys.-med. Gesellsch. 1883.
Lebouc̣q, H., Recherches s. l. mode de Disparition de la corde dorsale chez les Vertébrés supérieurs. Arch. de Biologie. Vol. I. 1880.
Rodenacker, G., Über den Säugetierschwanz mit bes. Berücksichtigung der kaudalen Anhänge der Menschen. Inaug.-Dissert. Freiburg i. Br. 1898.
Rosenberg, C., Über die Entwickelung der Wirbelsäule und das Centrale Carpi des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.
— — Über die Wirbelsäule von Myrmecophaga jubata. Festschr. z. 70. Geburtstag von Carl Gegenbaur. Leipzig 1896.
Steinbach, E., Die Zahl der Kaudalwirbel beim Menschen. Inaug.-Dissert. Berlin 1889.
Stromer von Reichenbach, E., Die Wirbel der Landraubtiere. Zoologica. Heft 36. 1902.
Unger, E., und Brugsch, T., Zur Kenntnis der Foven und Fistula sacrococcygea s. caudalis und der Entwickelung des Ligamentum caudale beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LXI. 1902.
Waldeyer, W., Die Kaudalanhänge des Menschen. Sitz.-Ber. der K. Preuss. Akad. der Wissensch. zu Berlin. Sitz.-Ber. d. physik.-mathem. Kl. vom 9. Juli 1896.
Weiss, A., Die Entwickelung der Wirbelsäule der weissen Ratte, besonders des vordersten Halswirbels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX. 4. 1901.

2. Rippen und Sternum.

Albrecht, P., Über die im Laufe der phylogenetischen Entwickelung entstandene, angeborene Spalte des Brustbeinhandgriffes des Brüllaffen. Sitz.-Ber. d. K. preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. XX. 1885.
Bardeleben, K., Über das Episternum des Menschen. Sitz.-Ber. Jenaisch. Gesellsch. f. Medic. u. Naturwiss. 1879.
Baur, G., On the Morphology of Ribs. Americ. Naturalist. 1887.
— — On the Morphology of Ribs etc. Journ. of Morphol. Vol. III 1889.
— — Über Rippen und rippenähnliche Gebilde und deren Nomenklatur. Anat. Anz. IX. Bd. 1893. (B. schliesst sich hierin Hatschek und Rabl an.
Blanchard, R., La septième côte cervicale de l'homme. Revue scientif. 1885. (3e série.) No. 23.
Bridge, T. W., On the Presence of Ribs in Polyodon (Spatularia) folium. Proc. Zool. Soc. London. June 15, 1897.
Brush Clinten, E., Notes on cervical ribs. Johns Hopkins Hospital. Bulletin. Vol. XII. Nos. 121—122—123. April—May—June, 1901.
Claus, C., Beiträge zur vergl. Osteologie der Vertebraten. Sitz.-Ber. der K. Akad. der Wiss. zu Wien. Bd. LXXIV. 1876.
Dames, W., Über Archaeopteryx. Vergl. die allgem. Literaturübersicht über die Vögel.
Dollo, L., Sur la Morphologie des Côtes. Bull. scient. de la France et de la Belgique. Tome XXIV. 1892.
Eggeling, H., Über den oberen Rand des menschlichen Brustbeinhandgriffes. Anat. Anz. Ergänz.-Heft zum XXIII Bd. 1903.
— — Zur Morphologie des Manubrium sterni. Jen. Denkschr. Bd. XI. (Festschrift Haeckel) 1904.
Ehlers, E., Zoolog. Miszellen. I. Der Processus xiphoideus und seine Muskulatur von Manis macrura Erxl. und Manis tricuspis Sundev. Abhandl. der K. Gesellsch. der Wissensch. zu Göttingen. Bd. 39. 1894.
Fick, A. E., Zur Entwickelungsgeschichte der Rippen und Querfortsätze. Arch. f. Anat. und Phys. 1879.
Gegenbaur, C., Über die Episternalskeletteile und ihr Vorkommen bei den Säugetieren und beim Menschen. Jenaische Zeitschr. Bd. I.
Göppert, E., Zur Kenntnis der Amphibienrippen. Morph. Jahrb. XXII. Bd. 1895. Vergl. auch „Die Morphologie der Amphibienrippen" in Festschrift f. Gegenbaur. 1896.
— — Unters. zur Morphol. der Fischrippen. Ebendaselbst. XXIII. Bd.
— — Bemerkungen zur Auffassung der Morphologie der Fischrippen in Rabl's „Theorie des Mesoderms". Morph. Jahrb. XXV. Bd. 1897.
— — Erläuternde Bemerkungen zur Demonstration von Präparaten über die Amphibienrippen. Verhandl. d. deutsch. Zool. Gesellsch. 1898.

Digitized by Google

Götte, A., Beiträge zur vergl. Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. pag. 143—147.
— — Beiträge zur vergl. Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. Brustbein und Schultergürtel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV.
Hasse, C., und Boru, G., Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Anat. Anz. 1879.
Haswell, W. A., Studies on the the Elasmobranch Skeleton. Proc. Linn. Soc. N. S. W. Vol. IX. 1884. (Handelt von einer Art von Sternalbildung bei Notidanus indicus.)
Hatschek, Die Rippen der Wirbeltiere. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf d. III. Versammlung in Berlin 1889. Jena 1889.
Hoffmann, C. K., Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Niederländ. Arch. f. Zoologie. Bd. IV, V.
Vergl. denselben Autor in der Abteilung Amphibien und Reptilien von Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches.
Howes, G. B., The Morphology of the Sternum. Reprinted, with a Correction from „Nature". Bd. 43. No. 1108. p. 269.
Leboucq, H., Rech. sur les Variations anatomiques de la première côte chez l'homme. Mémoires couronnés et Mém. des savants étrangers, publiés par l'Acad. royale des sciences etc. de Belgique. T. LV. 1896.
Lindsay, B., On the avian Sternum. Proceed of the Zoolog. Soc. of London 1885.
Markowsky, J., Über die Varietäten der Ossifikation des menschl. Brustbeins u. über deren morpholog. Bedeutung. Poln. Arch. f. biolog. u. mediz. Wissenschaften. Bd. I. 1902.
— — Über den asymmetrischen Bau des Brustbeins. Ebendaselbst. Bd. II. 1905. (Vergl. auch: Anat. Anz. Bd. XXVI. 1905.)
Müller, A., Beob. z. vergl. Anat. der Wirbelsäule. Müller's Archiv, 1853. (Handelt auch von den Rippen.)
Osawa, G., Vergl. die bei der Wirbelsäure aufgeführte Arbeit.
Parker, T. J., On the Origin of the Sternum. Trans. New. Zeal. Inst. Vol. XXIII. 1890.
— — On the Presence of a Sternum in Notidanus indicus. Nature, V. 43. 1890/91. p. 142 and 516.
Parker, W. K., A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum. Ray Soc 1867.
Pilling, E., Über die Halsrippen des Menschen. Inaug.-Dissert. Rostock 1894.
Rabl, C., Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.
Rathke, H., Über den Bau und die Entwickelung des Brustbeins der Saurier. Königsberg 1853.
Ruge, G., Untersuchungen über Entwickelungsvorgänge am Brustbeine und an der Sternoklavikularverbindung des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.
(Vergl. auch die Arbeit von F. Siebenrock im Verzeichnis wichtiger, auf einzelne Tiere bezw. Tiergruppen etc. sich erstreckender Arbeiten. Ebendaselbst finden sich auch Angaben über die Extremitäten.)
Schoene, G., Vergl. Unters. über die Befestigung der Rippen an der Wirbelsäule. Morphol Jahrb. XXXI. Bd. 1902.
White, Ph. J., A Sternum in Hexanchus griseus. Anat. Anz. XI. Bd. No. 7. 1895.
Wiedersheim, R., Das Gliedmassen-Skelett der Wirbeltiere. Jena 1892.

3. Schädel.

a) Fische.

Ahlborn, F., Über die Segmentation des Wirbeltierkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1884.
Allis, E. Phelps jr., The Cranial Muscles and Cranial and first Spinal Nerves in Amia calva. Journ. of Morphol. Vol. XII. Nr. 3. 1897.
— — On the Morphology of certain of the Bones of the Cheek and Snout of Amia Calva. Journ. of Morphol. Vol. XIV. No. 3. 1898.
— — On certain Homologies of the Squamosal, Intercular, Exoccipitale and Extrascapular Bones of Amia calva. Anat. Anz. XVI. Bd. 1899.
— — The Premaxillary and Maxillary Bones, an the Maxillary and Mandibular Breathing Valves of Polypterus bichir. Anat. Anz. XVIII. Bd. 1900.
— — The Skull, and the Cranial and first spinal Muscles and Nerves in Scomber. Scomber. Journ. of Morphol. Vol. XVIII. Nr. 1 und 2. 1903.

Digitized by Google

Ayers, H., and Jackson, S. M., Morphology of the Myxinoidei I. Skeleton and Musculature. Journ. of Morphol. Vol. XVII. No. 2. 1901.
Baur, G., On the Morphology and Origin of the Ichthyopterygia. Americ. Naturalist 1887.
Boeke, J., Beitr. z. Entw.-Gesch. d. Teleostier. II. Die Segmentierung des Kopfmesoderms, Die Genese der Kopfhöhlen, Die Mesektoderm der Ganglienleisten und die Entwickelung der Hypophyse bei den Muraenoiden. Petrus Camper. Bd. II. Afl 4. 1904.
Braus, H., Beitr. z. Entw. der Muskulatur u. d. periph. Nervensystems der Selachier. Morph. Jahrb. Bd. XXVII. 1899.
Bridge, T. W., On certain Features in the Skull of Osteoglossum formosum. Proc. Zool. Soc. London. April 2, 1895.
Bujor, P. (Vergl. die allgem. Übersicht über die Fischliteratur.)
Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Mitt. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. III. H. 1. 2. Bd. V, H. 1. Bd. VI. H. 1.
— — Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XV. Neue Grundlagen zur Beurteilung der Metamerie des Kopfes. Mitt. a. d. Zool. Station zu Neapel. IX. Bd. 3. Heft. 1890.
— — Bemerk. über den neuesten Versuch einer Lösung des Wirbeltierkopf-Problems. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.
— — Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. No. 22. Weitere Beiträge zur Beurteilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier. Mitt. a. d. Zool Station zu Neapel. 15. Bd. 4. H. 1902. Ferner Nr. 23 u. 24. 17. Bd. 1. u. 2. H. 1904.
Dollo, L., Nouvelle Note sur le Champsosaure, Rhynchocéphalien adapté à la vie fluviatile. Bull. de la Société Belge de Géologie etc. T. V. 1891. (Vergl. auch die übrigen zahlreichen Arbeiten dieses Autors in den früheren Jahrgängen jener Zeitschrift, sowie in Bull. Mus. Roy. Hist. Mat. Belg. und Bull. scient. Giard.)
Froriep, A., Einige Bemerkungen zur Kopffrage. Anat. Anz. XXI. Bd. 1902. (Vergl. auch den Aufsatz in dem dazugehörigen „Ergänzungsheft": „zur Entw.-Gesch. des Wirbeltierkopfes".)
Fürbringer, K., Beitr. z. Kenntnis des Viszeralskeletts der Selachier. Morph. Jahrb. Bd. XXXI. 1903, und Nachtrag dazu, ebendaselbst.
Gadow, H., On the Modification of the first and second visceral arches with especial reference to the homologies of the auditory ossicles. Phil. Transact. of the Royal Soc. of London. Vol. 179. 1888.
Gaupp, E., Die Metamerie des Schädels. Ergebnisse der Anatomie u. Entw.-Gesch. VII. Bd. 1897.
— — Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel. Anat. Anz. XXVII. Bd. 1905.
— — Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Ebendaselbst, Bd. 10. 1900.
— — Zur Entwickelung der Schädelknochen bei den Teleostieru. Anat. Anz. Ergänz.-Heft zum XXIII. Bd. 1903.
— — Die Entwickelung des Kopfskelettes. Handb. d. vergl. u. experiment. Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Hernusgeg v. O. Hertwig. Bd. III. Abt. 2. 1905.
Gegenbaur, C., Unters. z. vergl. Anat. der Wirbeltiere. III. Heft. Das Kopfskelett der Selachier. Leipzig 1872.
— — Über das Kopfskelett von Alcecephalus rostratus Risso. Festgabe des Morphol. Jahrb. Leipzig 1878.
— — Über die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Festschrift zu A. v. Koellikers 70. Geburtstag. Leipzig 1887.
— — Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Morpholog. Jahrb. Bd. XIII. 1888.
Haswell, W. A., Studies on the Elasmobranch Skeleton. Proc. Linnean Soc. of New South Wales. Vol. IX. part. 1.
Hatschek, Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der VI. Versammlung in Wien. 1902.
Hoffmann, C. K., Beitr. z. Entwickelungsgeschichte der Selachii. Morphol. Jahrb. XXIV. Bd. 1896. (Behandelt die Entwickelungsgeschichte des Kopfes, Somiten, praeoral. Darm, Geruchsorgan, Hypophyse etc.)
— — Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anz. IX. Bd. 1894. (Vergl. Morphol. Jahrb. XXIV. und XXV. Bd. 1896/97).
Howes, G. B., On the Affinities, Interrelationships and Systematic Position of the Marsipobranchii. Trans. Biol. Soc., Liverpool, Vol. VI. 1892.

Digitized by Google

Hubrecht, A. A. W., und Sagemehl, Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abt. Fische.
Huxley, T. H., The nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. X.
Jaekel, O., Über die Organisation der Pleuracanthiden. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde in Berlin. Jahrg. 1895. No. 4.
Jaquet, M., Rech. sur l'anatomie et l'histologie du Silurus glanis L. Arch. d. scienc. médic. Bukarest. T. 3. (Umfasst auch das übrige Skelett.) 1898.
— — Contributions à l'anatomie comparée des Systèmes squelettaire et musculaire de Chimaera Collei, Callorhynchus antarcticus, Spinax niger, Protopterus annectens, Ceratodus Forsteri et Axolotl. Ebendaselbst, T. 2 und 3. (Umfasst auch das übrige Skelett und die Muskulatur.) 1897.
— — Etude du squelette cephalique d'une „Carpe Dauphin" (Mopskarpfen) Butt. Soc. Science de Bucarest-Roumanie. An. X. Nr. 6. 1902
Johnston, J. B., The Morphology of the vertebrate Head from the newpoint of the Functional Divisions of the Nervous System. Journ. Comp. Neurol. a. Psychol. Vol. XV. 1905.
v. Klein, Beitr. zur Bildung des Schädels der Knochenfische. Jahresb. des Vereins für vaterländ. Naturkunde in Württemberg. 1884—1886.
Killian, G., Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verhdl. der Anat. Gesellschaft auf der fünften Versammlung in München vom 18.—20. Mai 1891.
Kupffer, C., Studien zur vergl. Entwickelungsgeschichte d. Kopfes d. Kranioten. I. Heft. Die Entwickelung des Kopfes von Acipenser Sturio, an Medianschnitten untersucht. 1893. II. Heft. Die Entwickelung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. 1894. III. Heft. Die Entwickelung der Kopfnerven von Ammocoetes Planeri. 1895. IV. Heft. Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. 1900. München und Leipzig. (Wichtig auch für die Hirnanatomie.)
— — Über die Entwickelung des Kiemenskeletts von Ammocoetes und die organogene Bestimmung des Exoderms. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der IX. Versammlung zu Basel 1895.
— — Entwickelungsgeschichte des Kopfes. In: „Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgeschichte." 1895.
— — Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München II. 1. 1899.
Locy, W. A., Contrib. to the Structure and Development of the Vertebrate Head. Journ. of Morphol. Vol. XI. No. 3. 1895.
Milnes Marshall, A., The segmental value of the cranial nerves. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XVI.
— — On the head cavities and associated nerves in Elasmobranchs. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XXI. Ins Deutsche übers. von B. Vetter. Stuttgart 1879. (Umfasst sämtliche Wirbeltierklassen.)
Müller, J., Vergl. Anat. der Myxinoiden. Berlin 1834—1845
Neal, H. V., The Segmentation of the Nervous System in Squalus Acanthias. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Bull. Mus. Comp. Zoölogy at Harvard College. Vol. XXXI. No. 7. 1898.
— — The Problem of the Vertebrate Head. Journ. Comp. Neurol. Vol. VIII. 1898.
Platt, J., A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Journ. of Morphol. Vol. V. 1891.
— — Further Contributions to the Morphology of the Vertebrate Head. Anatom. Anz. VI. Jahrg. 1891.
Parker, W. K., On the structure and development of the skull in Sharks and Skates. Trans. Zool. Soc. Vol. X. Pt. IV.
— — On the Skeleton of the Marsipobranch Fishes. Part. 1. The Myxinoids (Myxine and Bdellostoma). Part. II. Petromyzon. Philos. Transact. of the Royal Society. Part. II. 1883.
— — On the structure and development of the skull in Sturgeons. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1882.
— — On the development of the skull in Lepidosteus ossens. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1882.
Parker, W. K., und Betany, G. T., Die Morphologie des Schädels. Ins Deutsche übersetzt von B. Vetter. Stuttgart 1879. (Dieses Werk umfasst sämtliche Wirbeltierklassen.)
Parker, W. K., Vergl. dessen zahlreiche, auf alle Wirbeltierklassen sich erstreckende Schriften in den „Transactions of the Royal —, Linnean — and Zoological Society" sowie in den Schriften der R. Irish Academy.

Digitized by Google

Pollard, H. B., The Suspension of the Jaws in Fish. Anat. Anz. X. Bd. No. 1. 1894.
— — The Oral Cirri of Siluroids and the Origin of the Head in Vertebrates. Zoolog. Jahrb. Bd. VIII. 1895.
Pouchet, G., Du développment du squelette des poissons osseux. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1878.
Rabl, C., Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft auf der VI. Versammlung in Wien 1892.
Rosenberg, E., Untersuchungen über die Occipitalregion des Craniums und den proximalen Teil der Wirbelsäule einiger Selachier. Eine Festschrift. Dorpat 1884.
— — Über das Kopfskelett einiger Selachier. Sitz.-Ber. d. Dorpater Naturforsch.-Gesellsch. Jahrg. 1886.
Sagemehl, M., Beiträge zur vergl. Anat. der Fische. Morph. Jahrb. Bd. IX und X. 1884, 1885. (Enthält auch wichtige Notitzen über das Nervensystem [Sinnesorgane und Hirnnerven.])
— — Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Morphol. Jahrb. XVII. Bd. 1891. (Neben dem Skelett werden auch die Muskeln und Nerven behandelt.)
Schaffer, J., Über das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis nebst Bemerkungen über d. Knorpelgewebe im allgemeinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXI. 1896.
Schleip, W., Die Entwickelung der Kopfknochen bei dem Lachs und der Forelle. Inaug.-Dissert. Freiburg i. Br. 1903.
Sewertzoff, A., Die Entwickelung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Bull. Soc. Imper. des Naturalistes de Moscou, 1895. No. 2.
— — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierschädels. Anat. Anz. XIII. Bd. 1897.
— — Studien zur Entw.-Geschichte des Wirbeltierkopfes. Bull. des Natur. de Moscou. No. 2—3. 1898. (Handelt von Torpedo.)
— — Die Entwickelung des Selachierschädels. Ein Beitrag zur Theorie der korrelativen Entwickelung. Festschr. z. 70. Geburtstag von C. v. Kupffer. 1899.
Stannius, H., Handbuch der Zootomie der Wirbeltiere. I. Abt.: Fische.
Stöhr, Ph., Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfskeletts der Teleostier. Aus der Festschrift zur Feier des 300jährigen Bestehens der Universität Würzburg. Leipzig 1882.
Vrolik, J. A., Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederl. Arch. f. Zool. Vol. I.
Walther, J., Die Entwickelung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes. Jenaische Zeitschr. XVI. N. F. IX.
White, P. J., The existence of skeletal elements between the mandibular and hyoid arches in Hexanchus and Laemargus. Anat. Anz. Bd. IX. 2. 1895.
van Wijhe, J. W., Über das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. V. H. 3. 1882.
— — Über die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Veröffentl. durch die K. Akademie d. Wissensch. zu Amsterdam. 1882.
— — Die Kopfregion der Cranioten beim Amphioxus, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.
— — Beitr. zur Anatomie der Kopfregion des Amphioxus lanceolatus. „Petrus Camper", Deel I, Aflevering 2, 1901.
Wright, R. Ramsay, On the Skull and Auditory Organ of the Siluroid Hypophthalmus. Trans. Roy. Soc. Canada. Section IV. 1885.

b) Dipnoër.

Bridge, T. W., On the Morphology of the Skull in the Paraguayan Lepidosiren and in other Dipnoids. Transact. Zoologic. Soc. London. Vol. XIV. P. V. February 1898.
Fürbringer, K., Beitr. z. Morphol. des Skeletes der Dipnoër. (Semon's Zool. Forsch.-Reisen). Jen. Denkschr. Bd. IV. 1904. (Enth. ein ausführl. Literaturverzeichnis.)
Winslow, Guy M., The Chondrocranium in the Ichthyopsida. Tufts College Studies Nr. 5. March 1898.
Vergl. auch die bei der Wirbelsäule angeführte Literatur (Bischoff, Günther, Hyrtl, Wiedersheim.)
Sewertzoff, A. N., Zur Entwickelungsgeschichte des Ceratodus Forsteri. Anat. Anz. XXI. Bd. 1902.

Digitized by Google

c) Amphibien.

Born, G., Über die Nasenhöhlen und den Tränennasengang der Amphibien. Breal. Habil.-Schrift. Leipzig 1877. Abgedr. im Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.

Buchs, G., Über den Ursprung des Kopfskelettes bei Necturus. Morph. Jahrb. XXIX. Bd. 1902.

Cope, E. D., On the Structure and affinities of the Amphiumidae. Americ. Philos. Soc. 1886.

— — On the Relations of the Hyoid and Otic Elements of the Skeleton in the Batrachia. Journ. of Morphol. Vol. II. 1888.

Corning, H. K., Über einige Entwickelungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrb. Bd. XXVII. 1899. Erstreckt sich auch auf Muskeln und Nerven.

Drüner, L., (vergl. das Literatur-Verzeichnis über die Muskulatur.)

Dugés, A., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris 1835.

Ecker, A., und Wiedersheim, R., Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864 bis 1882. III. Aufl., bearbeitet von E. Gaupp.

Fischer, J. G., Anatom. Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.

Fritsch, Fauna der Gaskohle etc. Prag 1879—1881.

Gaupp, E., Grundzüge der Bildung und Umbildung des Primordialcraniums von Rana fusca. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der III. Versammlung in Wien, 1892.

— — Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium und Kieferregion von Rana fusca. II. Das Hyo-Branchialskelett der Anuren und seine Umwandlung. In: Morphol. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. II. Bd. 2. Heft und III. Bd. 3. Heft. (Enthält auch wertvolle Notizen über Gehörorgan u. Kopfnerven.) III. Zur vergl. Anatomie der Schläfengegend etc. Morph. Arbeiten, herausgeg. v. G. Schwalbe. IV. Bd. I. H. 1894.

Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

Hay, O. P., The Skeletal Anatomy of Amphiuma during its earlier Stages. Journ. of Morphol. Vol. IV. Nr. 1. 1890.

Hertwig, O., Über das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XI. Suppl.-H. 1874.

Hoffmann, C. K., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abt.: Amphibien.

Huxley, T. H., On the structure of the skull and of the heart of Menobranchus lateralis. Proc. Zool. Soc. London 1874, pt. II.

Hyrtl, J., Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum. Vindobonae 1865.

Kingsbury, B. F., The Rank of Necturus among tailed Batrachia. Biol. Bull. Vol. VIII. Nr. 2. 1905.

Kingsley, J. S., The Head of an Embryo Amphiuma. Americ. Naturalist. Aug. 1892.

Osawa, G., Vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit.

Parker, W. K., On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia, pt. I. Philos. Trans. of the Royal Society. London 1877.

— — On the structure and development of the skull of the common Frog. Philos. Trans. of the Royal Society. London 1871.

— — On the structure and development of the skull in the Batrachia, pt. II. Philos. Trans. 1881.

— — On the structure and development of the skull in the Batrachia, pt. III. Philos. Trans. 1881.

Peter, K., Die Entwickelung u. funkt. Gestaltung des Schädels von Ichthyophis glutinosus. Morphol. Jahrb. XXV. Bd. H. 4. 1898.

Platt, J. B., The Development of the Cartilaginous Skull and of the Branchial- and Hypoglossal-Musculature in Necturus. Ebendaselbst.

Reichert, C. B., Vergl. Entwickelungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsb. 1838.

Riese, H., Beiträge zur Anatomie des Tylototriton verrucosus. Zool. Jahrb. Bd. V. 1891.

Schultze, F. E., Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven etc. I. II. Abteil. Abhandl. d. K. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1888 u. 1892. (Enthält u. a. wertvolle Mitteilungen über das Kopfskelett von Pelobates fuscus.)

Stannius, H., Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. II. Reptilien. 1854.

Spemann, H., Über die erste Entwickelung der Tuba Eustachii und des Kopfskeletts von Rana temporaria. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontogenie der Tiere. XI. Bd. 1898.

Stöhr, Ph., Zur Entwickelungsgeschichte des Urodelenschädels. Würzburger Habil.-Schrift 1879. Abgedr. in d. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII.

Digitized by Google

Stöhr, Ph., Zur Entwickelungsgeschichte des Anurenschädels. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XXXVI.
Walter, F., Das Viszeralskelett und seine Muskulatur bei den einheimischen Amphibien und Reptilien (gekrönte Preisschrift). Jenaische Zeitschrift für Naturw. XXI. Bd. N. F. XVI.
Wiedersheim, R., Salamandrina perspicillata etc. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875.
— — Das Kopfskelett der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.
— — Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
— — Zur Anatomie der Amblystoma Weismanni. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII.
— — Bemerkungen zur Anatomie des Euproctus Rusconii (Triton platycephalus). Annali del Mus. civ. Vol. VII. Genua 1875.
— — Das Skelett von Pleurodeles Waltlii. Morph. Studien. Heft 1.
Winslow, Guy M., The Chondrocranium in Ichthyopsida. Tufts College Studies No. 5. March. 1898.

d) Reptilien.

Baur, G., Osteolog. Notizen über Reptilien. Zool. Anz. Jahrg. IX. 1886. (Enthält auch Beiträge zum übrigen Skelett.) Vergl. auch die verschied. Jahrgänge des Anat. Anz. bis auf heute.
Bemmelen, J. F. van, Bemerkgn. z. Phylogenie der Schildkröten. Compte rendu des Séances du troisième Congrès international de Zoologie. Leyde 16—21. Septembre 1895.
— — Bemerkungen über den Schädelbau von Dermochelys chorincea. Festschr. z. 70. Geburtstag von Carl Gegenbaur. Leipzig 1896.
Broom, R., On the development of the Pterygo-Quadrate arch in the Lacertilia. Journ. Anat. and Physiol. Vol. XXXVII. 1903.
— — On the Mammalian and Reptilian Vomerine Bones. Proc. Linn. Soc. of New South Wales P. 4. October 29th. 1902.
Gaupp, E., Beitr. z. Morphol. d. Schädels. III. Zur vergl. Anat. der Schläfengegend etc. Morph. Arb. herausgeg. von G. Schwalbe. IV. Bd. I. H. 1894.
— — Zur Entwickelungsgeschichte des Eidechsenschädels. (Vorläufige Mitteilung.) Ber. d. Naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. Br. Bd. X. H. 3. 1897. Vergl. auch Verh. der Anat. Gesellsch. in Kiel 1898.
— — Das Chondrocraniuu von Lacerta agilis. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels. Anat. Hefte, herausgeg. von Merkel und Bonnet. I. Abtlg. H. XLIX. (15. Bd. H. 3).
Göppert, E., Die Bedeutung der Zunge für den sekundären Gaumen und den Ductus naso-pharyngeus. Beobachtungen an Reptilien und Vögeln. Morphol. Jahrb. Bd. XXXI. 1903.
Günther, A., Contrib. to the Anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus). Philos. Transact. of the Roy. Soc. London 1867.
Hoffmann, C. K., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abt. Reptilien.
Howes, G. B., and Swinnerton, H. H. (vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit über Tuatara (Sphenodon punctatus).
Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
Oppel, A., Über Vorderkopfsomiten und die Kopfhöhle von Anguis fragilis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
Parker, W. K., On the structure and development of the skull in the common Snake. Philos Transact. of the Royal Society. London 1878.
— — On the structure and development of the skull in the Lacertilia. Philos. Transact. 1879.
— — The development of the Green Turtle. The Zoology of the Voyage of H. M. S. Challenger. Vol. I. pt. V.
— — On the structure and development of the skull in the Crocodilia. Transact. Zool. Society. Vol. XIX. part. V.
Rabl, C., Über einige Probleme der Morphologie. Anat. Anz. Ergänzungs-Heft zum XXIII. Bd. 1903.
Rathke, H., Entwickelung der Natter. Königsberg 1839.
Schauinsland, H., Vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit über Hatteria.
Sewertzoff, A. N., Zur Entw.-Gesch. von Ascalabotes fascicularis. Anat. Anz. XVIII. Bd. 1900.

Digitized by Google

Siebenrock, F., Zur Kenntnis des Kopfskelettes der Scincoiden, Anguiden u. Gerrhosauriden. Annal. d. K. K. Naturhistor. Hofmuseums. Bd. VII. Heft 3. Wien 1892. (Vergl. auch die Arbeiten von F. Siebenrock im Verzeichnis wichtiger, auf einzelne Tiere bezw. Tiergruppen etc. sich erstreckenden Arbeiten.)
— — Das Kopfskelett der Schildkröten. Sitz.-Ber. K. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math.-Naturw. Kl. Bd. CVI. Abt. 1. Juli 1897. (Enth. u. a. auch eine genaue Beschreibung des knöchern. Gehörorgans und seiner Nachbarbezirke.)
— — Über den Bau und die Entwickelung des Zungenbeinapparates der Schildkröten. Annal. d. K. K. naturhistor. Hofmuseums Bd. XIII. Wien 1898.
Stannius, H., Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. II. Reptilien, 1854.
Wiedersheim, R., Zur Anat. und Physiol. des Phyllodactylus europ. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.

e) Vögel.

Balfour, F. M., und Foster, M., Grundzüge zur Entwickelungsgeschichte der Tiere. Deutsche Ausgabe von N. Kleinenberg. Leipzig 1876.
Dames, W., Über Archaeopteryx, vergl die allgem. Übersicht über die Vogelliteratur.
Koelliker, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. II. Aufl. Leipzig 1878.
— — Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1880.
Parker, T. Jeffery, On the cranial Osteology, Classification and Phylogenie of the Dinornithidae. Trans. Zool. Soc. London. Vol XIII. p. XI. October 1895.
Parker, W. K., On the structure and development of the skull of the common fowl. Philos. Transact. of the Roy. Soc London 1869.
Pycraft, W P., Contrib. to the Osteology of Birds. Proc. Zool. Soc. London 1898.) (Enth. auch Schilderungen des übr. Skeletts.)
Selenka, E., und Gadow, Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abtlg. Vögel.
Über den Schädel fossiler Vögel vergl. die bei der Vogel-Wirbelsäule angeführte Literatur.
Suschkin P. P., Morphol. des Vogelskeletts. I. Schädel von Tinnunculus. Nouveaux mémoires de la Soc. impér. d. Naturalistes de Moscou. T. XVI, formant le T. XXI de la collection. Moscou 1899.
Thompson, d'Arcy W., On characteristic Points in the Cranial Osteology of the Parrots. Proc. Zool. Soc. London 1899.
Tonkoff, W., Zur Entw.-Gesch. des Hühnerschädels. Anat. Anz. XVIII. Bd. 1900.
Walker, M. L., On the Form of the Quadrate Bone in Birds. Studies from the Museum of Zoology in University College, Dundee 1888.

f) Säuger.

Albrecht, P., Sur la fente maxillaire double sousmuqueuse et les 4 os intermaxillaires de l'Ornithorhynche adulte normal. Bruxelles 1883.
— — Mémoire sur le basiotique, un nouvel os de la base du crane, situé entre l'occipital et le sphénoide, présenté à la société pathologique de Bruxelles. Bruxelles 1883
— — Sur les 4 os intermaxillaires, le bec-de-lièvre et la valeur morphologique des dents incisives supérieures de l'homme. Bruxelles 1883.
— — Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire, du cartilage de Meckel et des osselets de l'ouie avec essai de prouver que l'écaille du temporal des mammifères est composée primitivement d'un squamosal et d'un quadratum. Bruxelles 1883.
Baur, G., Über das Quadratum der Säugetiere. Biol. Zentralbl. VI. Bd. 1887.
— — Über dasselbe. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München 1886.
Bemmelen, J. F. van, The results of a comparative investigastion concerning the palatine-, orbital- and temporal regions of the Monotreme-skull. K. Akad. d. Wetensch. te Amsterdam (Proc of the Meeting of Saturday. Sept. 30. 1899.
— — Über den Schädel der Monotremen. Zool. Anz. Bd. XXIII. Nr. 622. 1900.
— — Further results of an investigation of the Monotreme-skull. K. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. Proc Meet. of Saturday. June 30. 1900.
— — Third note note concerning certain details of the Monotreme-Skull. Ebendaselbst. January 23. 1901.

Digitized by Google

Bemmelen, J. F. van, Der Schädelbau der Monotremen. Aus Semon, Forschungsreisen. Bd. III. Jenaer Denkr. Bd. VI. 1901.

Bertelli, D., Il condotto mentale mediano etc. Arch. di Anat. e di Embr. Vol. II. Facs. 1. 1903.

Bolk, L., Entw.-Vorg. in der Occipitalregion des Primordial-Craniums beim Menschen. Petrus Camper. Bd. II. 1903.

Broom, R., On some develepments of the mammalian prenasal Cartilage. Proc. Linn. Soc. New South Wales. Vol. X. 1895.

Collinge, W. E., The Skull of the Dog. A Manual for Students. London and Birmingham 1896.

Cope, E. D., The phylogeny of the Camelidae. Americ. Naturalist. July 1886.

Decker, F., Über den Primordialschädel einiger Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII.

Dubois, Eug., Pithecanthropus erectus, eine menschenähnliche Übergangsform. Batavia 1894. Vergl. auch einen anno 1896 erschienenen Aufsatz desselben Autors im Anat. Anz. Bd. XII. Siehe auch die hier aufgeführte Literatur.

Dursy, E., Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen 1869.

Ficalbi, E., Sulla ossificazione delle Capsule periotiche nell' uomo e negli altri Mammiferi. Atti di R. Accadem. medica di Roma. Vol. III Ser. II. 1886—87.

Fischer, E, Das Primordialcranium von Talpa europaea. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugetierschädels. Anatomische Hefte. I. Abt. LVI LVII. Heft. 17. Bd. H. 3/4. 1901.

— — Zur Entw.-Gesch. des Affenschädels. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. V. H. III. 1903. (Vergl. auch das Korresp.-Bl. d. Deutsch. anthrop. Gesellsch. Nr. 11/12. 1902.

Froriep, A., Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskeletts. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887.

Gaupp, E., Zum Verständnis des Säuger- und Menschenschädels. Korresp.-Bl. d. Deutsch. Anthropol. Gesellsch. Nr. 12. 1903.

— — Über die Ala temporalis des Säugetierschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel. Anatom. Hefte. H. LXI. (19. Bd. H. 1.) 1902.

Giebel, C. G., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abtlg. Säugetiere.

Hallmann, Die vergl. Anatomie des Schläfenbeins. 1837.

Harrison Allen, On a revision of the ethmoid bone in the Mammalia. Bull. of the Museum of comp. Zoology, at Harvard College. Vol. X. Nr. 3.

Hartlaub, C., Beiträge zur Kenntnis der Manatus-Arten. Zool. Jahrb. Bd. I. 1886.

His, W., Beobachtungen zur Geschichte der Nasen- und Gaumenbildung beim menschlichen Embryo. Abhandl. der math.-physik. Kl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. XXVII. Bd. Nr. III. 1901.

Howes, G. B, On the Mammalian Hyoid, with especial Reference to that of Lepus, Hyrax and Choloepus. Journ. Anat. and Physiol. Vol. XXX. 1897.

Hrdlička, A, Divisions of the Parietal Bon in Man and Other Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. XIX. Art. VIII. New York 1903. (Vergl. Vol. XIII. Art. XXI, wo vom Schimpansen die Rede ist.)

— — New Instances of complete Division of the Malar Bone etc. Americ. Naturalist. Vol. XXXVI. Nr. 424. 1902.

Jacoby, M., Ein Beitrag zur Kenntnis des menschlichen Primordialcraniums. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 44. 1894.

Joseph, G., Morphologische Studien am Kopfskelett des Menschen und der Wirbeltiere. Breslau 1873.

Kampen, P. N. van, De Tijmpanaalstreek van den Zoogdierschedel. Inaug.-Dissert. Amsterdam 1904.

Kjellberg, K., Beitr. z. Entwickel.-Gesch. des Kiefergelenks. Morphol. Jahrb. Bd. 32. 1904

Koelliker, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.

— — Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1880.

Lucae, J., Die Sutura transversa squamae occipitis. Abhandl. der Senckenberg'schen Gesellsch. 1883.

Maggi, L., Postfrontaux chez les Mammifères. Arch. Ital. de Biol. T. XXVIII. Fasc. III. 1898.

Marsh, O. C., Dinocerta. Vergl. die allgem. Übersicht über die Säugetier-Literatur.

Digitized by Google

Mihalkovics, von, Bau und Entwickelung der pneumatischen Gesichtshöhlen. Verhdl. der Anat. Gesellsch. auf der X. Versammlung zu Berlin. 1896.
— — Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Handb. der Laryngologie und Rhinologie, herausgeg. von P. Heymann. Bd. III. Berlin 1896.
Nathusius, H. von, Vorstudien für Geschichte und Zucht der Haustiere, zunächst am Schweineschädel. Mit einem Atlas. 1864.
Neuner, R., Über angebliche Chordareste in der Nasenscheidewand des Rindes. Inaug.-Dissert. München 1886.
Osborn, H. F., Vergl. die zahlreichen interessanten Arbeiten dieses Autors. Bulletin of the American Museum of Natural History.)
— — Origin of the Mammalia, III. Occipital Condyles of Reptilian Tripartite Type. Americ. Naturalist. Vol. XXXIV. Nr. 408. 1900.
— — Dolichocephaly and Brachycephaly in the Lower Mammals. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. Vol. XVI. Art. VII. New York 1902.
Parker, W. K., On the structure and development of the skull in the pig. Philos. Trans. 1874.
— — On the structure and development of the skull in the Mammalia. Part II. Edentata Philos. Trans. of the Royal Soc. Nr. 232, 1884, and Part III. Insectivora ebendaselbst Nr. 235, 1885.
Parker, W. N., On some Points in the Structure of the Young of Echidna aculeata. Proc. Zool. Soc. London 1894. (Behandelt den Vorderkopf.)
Parsons, F. G., The Joints of Mammals compared with those of Man. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 34. (Handelt auch von den Gelenken der Extremitäten.)
Paulli, S., Über die Pneumatizität des Schädels bei den Säugetieren. Morphol. Jahrb. Bd. XXVIII. 1899.
Pfister, H., Die Kapazität des Schädels (der Kopfhöhle) beim Säugling und älteren Kinde. Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurologie.
Rahl, C., Die Entwickelung des Gesichtes. Tafeln zur Entw.-Gesch. der äusseren Körperform der Wirbeltiere. H. 1. Das Gesicht der Säugetiere I (Kaninchen, Schwein, Mensch). Mit Tafel 1—8. Leipzig 1902.
Roth Santiago, Los Unguiados Sudamericanos. V. Seccion paleontologica. Anales del Museo de la Plata. 1903. (Enth. eine Zusammenfassung in deutscher Sprache.)
Rütimeyer, L., Versuch einer natürl. Geschichte des Rindes etc. Neue Denkschr. d. allgem. schweiz. Gesellsch. f. d. ges. Naturwissenschaft. 22. Bd. 1866.
— — Die Rinder der Tertiärepoche etc. Abhandl. d. schweiz. paläont. Gesellsch. Bd. IV. 1877.
— — Beitr. z. Gesch. d. Hirschfamilie. I. Schädelbau. Verhandl. d. naturf. Gesellsch. in Basel. VI. 3. 1877.
— — Über das zahme Schwein und das Hausrind. Verhandl. d. naturf. Gesellsch. in Basel. VII. 1. 1882.
Salensky, W., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugetieren. Morphol. Jahrb. Bd. VI.
Schwalbe, G., Über die Stirnnaht bei den Primaten. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop. Bd. VII. 1904.
— — Neandertalschädel und Friesenschädel. Globus. Bd. LXXXI. Nr. 11. 1902.
Schwink, F., Über den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugetieren. München 1888. (Enthält u. a. eine kritische Behandlung der Frage nach der paarigen oder unpaaren Anlage jeder Zwischenkieferhälfte; ausserdem aber finden sich darin interessante Mitteilungen über den Tränennasen-Kanal, die Steno'sche Nasendrüse und das Jakobson'sche Organ.)
Selenka, E., Menschenaffen (Anthropomorphae). Studien über Entwickelung u. Schädelbau. Lief. I. Rassen, Schädel und Bezahnung des Orangutan. Wiesbaden 1898.
Sixta, V., Der Monotremen- und Reptilienschädel. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. II. 1900.
— — Vergl. osteol. Unters. über den Bau des Schädels von Monotremen und Reptilien. Zool. Anz. Bd. XXIII. 1900.
Spöndli, H., Über den Primordialschädel der Säugetiere und des Menschen. Inaug.-Diss. Zürich 1846.
Stehlin, H. G., Zur Kenntnis der postembryonalen Schädelmetamorphosen bei Wiederkäuern. Basel 1893.
Wiedersheim, R., Beitr. z. Kenntnis der äusseren Nase von Semnopithecus nasicus. Eine physiognomische Studie. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. III. H. II. 1901.

Digitized by Google

Wilson, T. J., On the Skeleton of the Snout of the Mammary Foetus of Monotremes. Proc. Linn. Soc. New South Wales 1901. p. 4.

4. Schultergürtel.

Broom, G., On the Existence of a Sterno-Coracoidal Articulation in a Foetal Marsupial. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXI. 1897.
— — On the Development and Morphology of the Marsupial Shoulder-girdle. Trans. Roy. Soc. Edinb. Vol. 39. p. III. Nr. 29. 1899.
— — On the Early Condition of the Shoulder-girdle in the Polyprotodont Marsupials Dasyurus and Perameles. Linn. Soc. Journ. Zoology. Vol. 28. 1902.
Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Mitteil. aus der Zool. Station zu Neapel. V. Band. 1. Heft. 1886.
Dugès, Recherches sur l'ostéologie et la Myologie des Batraciens à leurs différens âges. In: Mémoires présentés par divers savants à l'académie royale des sciences de l'institut de France. Sciences mathématiques et physiques. Tome VI. Paris 1835.
Emery, C., et Simoni, L., Recherches sur la ceinture scapulaire des cyprinoides. Arch. ital. de Biologie. T. VII. Fasc. 3. 1886.
— — Über die Beziehungen des Cheiropterygium zum Ichthyopterygium. Zool. Anz. X. Jahrg. 1887.
Fürbringer, M., Vergl. die Literatur der Myologie und des peripheren Nervensystems.
Garmann, S., Chlamydoselachus anguineus Garm. — A living species of cladodont Shark. Bull. Mus. Comparat. Zool. Harvard College.
Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere: Schultergürtel der Wirbeltiere. Carpus und Tarsus und Brustflosse der Fische. Leipzig 1864—65.
— — Clavicula und Cleithrum. Morph. Jahrb. XXIII. Bd. 1895.
Göldi, E. A., Kopfskelett und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Balistes capriscus und Acipenser ruthenus. Vergl. anatomisch-entwickelungsgeschichtl. Studien zur Deckknochenfrage. Jena 1884.
Götte, A., Beiträge zur vergl. Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere: Brustbein und Schultergürtel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
Hoffmann, C. K., Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Niederländ. Archiv f. Zool. Vol. V. 1879.
— — Zur Morphologie des Schultergürtels und des Brustbeins bei Reptilien, Vögeln, Säugetieren und dem Menschen. Ebendaselbst.
Howes, G. B., The Morphology of the Mammalian Coracoid. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXI. (N. S. Vol 1.) 1887.
— — On the Coracoid of the Terrestrial animals. Proc. Zool. Soc. London, June 20, 1893.
Hyrtl, J., Cryptobranchus japonicus, Schediasma anatomicum etc. Vindobonae 1865.
Lataste, F., Les Cornes des Mammifères. Dans leur axe osseux aussi bien que dans leur revêtement corné sont des Productions cutanées. Act. Soc. scient. du Chili. IV. année. T. IV. 5. Livr. 1894.
Osawa, G., vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit.
Parker, W. K., A Monograph on the structure and development of the Shoulder Girdle and Sternum in the Vertebrata. Ray Society. 1868.
Sabatier, A., Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la Série des Vertebrés. Montpellier 1880.
Siebenrock, F., Über die Verbindungsweise des Schultergürtels mit dem Schädel bei den Teleostiern. Annal. d. K. K. Naturhist. Hofmuseums. XVI. Bd. Wien 1901.
Swirski, W., Untersuchungen über die Entwickelung des Schultergürtels und des Skeletts der Brustflosse des Hechtes. Inaug.-Dissert. Dorpat 1880.
Wiedersheim, R., Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus etc. Genua 1875.
— — Das Skelett und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morph. Studien, Heft I. Jena 1880.
— — Das Gliedmassenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.

5. Beckengürtel.

Albrecht, P., Note sur le pelvisternum des Edentés. Bruxelles 1883.
Baur, G., The Pelvis of the Testudinata; with Notes on the Evolution of the Pelvis in General. Journ. of Morphol. Bd. IV. Boston 1891.

Digitized by Google

UNIVERSITY OF CALIFORNIA

Bolk, L., Beziehungen zwischen Skelett, Muskulatur und Nerven der Extremitäten, dargelegt am Beckengürtel, an dessen Muskulatur und am Plexus lumbo-sacralis. Morph. Jahrb. Bd. XXI. 1894.

Bunge, A., Unters. zur Entwickelung des Beckengürtels der Amphibien, Reptilien und Vögel. Inaug.-Dissert. Dorpat 1880.

Credner, G., Die Stegocephalen aus dem Rotliegenden des Plauen'schen Grundes. Zeitschr. d. Deutsch. Geolog. Gesellsch. 1881—1890.

— — Die Urvierfüssler (Eotetrapoda) des Sächsischen Rotliegenden. „Naturw. Wochenschrift". Allgem. verständl. naturw. Abhandlungen. Heft 15. 1891.

Dohrn, A., Vergl. die beim Schultergürtel aufgeführte Arbeit dieses Autors.

Gegenbaur, G., Über den Ausschluss des Schambeines von der Pfanne des Hüftgelenkes. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.

— — Beitr. z. Kenntnis des Beckens der Vögel. Jenaische Zeitschr. Bd. VI. 1871.

Goodrich, E. S., On the pelvic girdle and fin of Eusthenopteron. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. 45. No. 5. 1901

Gorski, Über das Becken der Saurier. Inaug.-Dissert. Dorpat 1852.

Günther, A., Contribution to the Anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus Owen). Philos. Transact. London 1867.

Hilgendorf, R., Das Ileo-Sakral-Gelenk der zungenlosen Frösche (Pipa, Dactylethra). Gesellsch. naturf. Freunde. Sitzung v. 19. Febr. 1884.

Howes, G. B., On the Mammalian Pelvis with especial Reference to the Young of Ornithorhynchus anatinus. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXVII.

Howes, G. W., and Swinnerton, H. H., (vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit über Tuatara, Sphenodon punctatus).

Hoffmann, C. K., Beitr. z. Kenntnis des Beckens der Amphibien und Reptilien. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. III.

Huxley, T. H., On the characters of the pelvis in Mammalia etc. Proceed. Ray Soc. Vol. XXVIII. 1879.

Johnson, Alice, On the Development of the pelvic Girdle and Skeleton of the Hind Limb in the Chick. Stud. from the morphol. Laboratory in the University of Cambridge. Vol. II. Part. I. 1884.

Leche, W., Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora etc. Vergl. die allg. Übersicht über die Säugetier-Literatur.

— — Das Vorkommen und die morphol. Bedeutung des Pfannenknochens (Os acetabuli). Internat. Monatschr. f. Anat. u. Histol. Bd. I. 1884.

— — Zur Morphologie der Beutelknochen. Verhandl. des Biolog. Vereins zu Stockholm. III. Bd. 1891. Nr. 7.

Lubsen, Nzn. J., Untersuchungen zur vergl. Segmental-Anatomie. I. Zur Sklerozonentheorie „Petrus Camper". Dl. II. Afl. 1.

— — Zur Morphologie des Ileum bei Säugern. Ebendaselbst. Dl. II. Afl. 3.

Marsh, O. C., Vergl. verschiedene Artikel über fossile Reptilien in Americ. Journ. of science and arts. Vol. XVI—XXIII. (Handelt z. T. auch über den Schultergürtel.)

— — Dinocerata, a Monograph of an extinct Order of gigantic mammals. Washington 1884.

Mehnert, E., Untersuch. über die Entwickelung des Os pelvis der Vögel. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1888.

— — Unters. über die Entwickelung des Beckengürtels bei einigen Säugetieren. Ebendaselbst. Bd. XV. 1889.

— — Unters. über die Entwickelung des Beckengürtels der Emys lutaria taurica. Ebendaselbst. Bd. XVI. 1890.

— — Unters. über die Entwickelung des Os hypoischium (Os cloacae), Os epipubis und Ligamentum medianum pelvis bei den Eidechsen. Ebendaselbst. Bd. XVII. 1891.

Osawa, G., Vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit.

Osborn, H. F., Reconsideration of the Evidence for a common Dinosaur-Avian Stem in the Permian. Americ. Naturalist, Vol. XXXIV. No. 406. (Handelt vom Becken, der hinteren Extremität etc.)

Sabatier, M. A., Compar. d. ceintures thoraciques et pelv. dans la Série des Vertébrés. Acad. Science et lettr. de Montpellier. Tom. IX. 1880.

Wiedersheim, R. Labyrinthodon Rütimeyeri. Abhandl. der Schweiz. Palaeontol. Gesellschaft. Bd. V. 1878.

— — Über das Becken der Fische. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1881.

— — Zur Urgeschichte des Beckens. Berichte der naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. VI. 1888.

— — Über die Entwickelung des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889. Nr. 14.

Digitized by Google

Wiedersheim, R., Weitere Mitteilungen über die Entwickelungsgeschichte des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890. Nr. 1.
— — Das Gliedmassenskelett der Wirbeltiere, mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892. Enthält ein ausführliches Literaturverzeichnis.)
— — Die Phylogenie der Beutelknochen. Eine entwickelungsgeschichtlich-vergleichend-anatomische Studie. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. LIII. Bd. Suppl. 1892.
Woodward, A. Smith, Palaeontological Contribution to Selachian Morphology (Beckengürtel von Cyclobatis). Proc. Zool. Soc. of London 1888.

6. Freie Gliedmassen.

Albrecht, P., Beitrag zur Torsionstheorie des Humerus und zur morph. Stellung der Patella in der Reihe der Wirbeltiere. Inaug.-Dissert. Kiel 1875.
— — Das Os intermedium tarsi der Säugetiere. Zool. Anz. VI. Jahrg. Nr. 145. 1883.
— — 1. Os trigone du pied chez l'homme, 2. Épihallux chez l'homme, 3. Epiphyses entre l'occipital et le sphénoide chez l'homme. Bulletin de la Société d'anthropologie de Bruxelles. Tome III, Fasc. 3. 1885.
Balfour, F. M., On the development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchs etc. Proceed. of the zool. Soc. of London. 7. Juni 1881.
— — Handbuch der vergl. Embryologie. Übers. von Vetter. Jena 1881.
— — A Monograph on the development of Elasmobranch fishes London 1878.
Bardeleben, K., Das Os intermedium tarsi der Säugetiere. Zool. Anz. VI. Jahrg. 1883. Nr. 139.
— — Beitr. z. Morphologie des Hand- und Fussskelettes. Sitz.-Ber. d. Jen. Gesellsch. f. Mediz. u. Naturwissensch. 1885.
— — Über neue Bestandteile der Hand- und Fusswurzel der Säugetiere, sowie das Vorkommen von Rudimenten „überzähliger" Finger und Zehen beim Menschen. Jena'sche Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XIX. N. F. XII. Suppl. Heft III. 1886.
— — On the Bones and Muscles of the Mammalian Hand. and Foot. Proc. Zool. Soc. London. April 17, 1894.
— — Hand und Fuss (Referat). Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Jahrg. 8. 1894. (Enthält viele Literaturangaben.)
Baur, G., Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1883.
— — Über das Archipterygium und die Entwickelung des Cheiropterygium. Zool. Anz. Nr. 209, VIII. Jahrg. 1885.
— — Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Reptilien. Ebendaselbst, Nr. 208. VII. Jahrg. 1885.
— — Bemerkungen über den Astragalus und das Intermedium tarsi der Säugetiere. Morphol. Jahrbuch, Bd. XI. 1885. Enthält eine ausführliche Zusammenstellung der neueren Literatur über den Carpus und Tarsus.
— — Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Wirbeltiere. Zool. Anz. VIII. Jahrg. 1885.
— — Der älteste Tarsus (Archegosaurus). Ebendaselbst. IV. Jahrg. 1886.
— — Die zwei Centralia im Carpus von Sphenodon (Hatteria) und die Wirbel von Sphenodon und Gecko verticillatus Laur. (G. verus Gray). Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886.
— — Über die Kanäle im Humerus der Amnioten. Morph. Jahrb Bd. XII. 1887.
— — Beiträge zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. I. T.: Batrachia. Jena 1888.
— — Neue Beiträge zur Morphologie des Carpus der Säugetiere. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.
van Bemmelen, Über die Herkunft der Extremitäten- und Zungenmuskulatur bei den Eidechsen. Anat. Anz. IV. Jahrg 1889.
Boas, J. E. V., a) Über den Metatarsus der Wiederkäuer. b) Ein Fall von vollständiger Ausbildung des 2. und 5. Metacarpale beim Rind. Morph. Jahrb. Bd. 16. 1890.
Bolk, L., Die Segmentaldifferenzierung des menschl. Rumpfes und seiner Extremitäten. Beitr. z. Anatomie und Morphogenese des menschlichen Körpers. Morphol. Jahrb. XXV. Bd. 1898.
Born, G., Die sechste Zehe der Anuren. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.
— — Eine frei hervorragende Anlage der vorderen Extremität bei Embryonen von Anguis fragilis. Zool. Anz. 1883. Nr. 150.
— — Über das Skelett des Fersenhöckers von Rana fusca etc. Sitz. d. Schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur vom 2. Juli 1879.

Digitized by Google

Born, G., Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
— — Nachträge zum Carpus und Tarsus. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880. Enth. Mitt. über Anuren und Saurier.
Boyer, E. R., The mesoderm in Teleosts especially its share in the formation of the pectoral fin. Bull. Mus. of comparat. Zool. at Harvard College. Vol. XXIII. No. 2. 1892.
Brandt, E., Vergl. anat. Untersuchungen über die Griffelbeine (Ossa calamiformia) der Wiederkäuer. Zool. Anz. XI. 1888.
Braus, H., Über die Extremitäten der Selachier. Verhdl. der Anat. Gesellsch. XII. Versammlung zu Kiel 1898.
— — Die Muskeln u. Nerven der Ceratodusflosse. Aus: Semon, Forschungsreisen. Bd. I. 1900. (Enthält auch zahlreiche Beiträge zur Anatomie u. Phylogenie der Selachier- und Ganoidenflosse.)
— — Über neuere Funde versteinerter Gliedmassenknorpel und -Muskeln von Selachiern. Verhdl. der Phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. Bd. XXXIV. 1901.
— — Tatsachen aus der Entwickelung des Extremitätenskeletts bei den niederen Formen. Zugleich ein Beitrag zur Entw.-Gesch. des Skeletts der Pinnae und der Viszeralbögen. Jen. Denkschr. Bd. XI. Festschrift Haeckel. 1904.
Bridge, T. W., The Mesial Fins of Ganoids and Teleosts. Linnean Society's Journ.-Zool. Vol. XXV. 1896.
Bunge, A., Über die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygiums bei Selachiern und Dipnoërn. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII.
Carlson, A., Von den weichen Teilen des sogen. Praepollex und Praehallux. Biolog. Föreningens Förhandlingar (Verh. d. biolog. Vereins) in Stockholm. Stockholm 1890.
— — Untersuch. über die weichen Teile der sogen. überzähligen Strahlen an Hand und Fuss. K. Svenska. Vet.-Acad. Handlingar. Bd. 16. Afd. IV. Stockholm 1891.
Cope, E. D., New and little Paleozoic and Mesozoic Fishes. Journ. Acad. Nat. Sci. Philada. 2. Ser. Vol. IX. (Behandelt u. a. die Frage nach der Urgeschichte der Selachierflosse.)
Cuénod, A., L'articulation du coude. Internat. Monatschr. f. Anat. und Physiol. 1888. Bd. V.
von Davidoff, M., Beitrag zur vergl. Anatomie der hinteren Gliedmassen der Fische. Morph. Jahrb. Bd. V, VI, IX.
Dean, Bashford, The Fin-fold Origin of the Paired Limbs, in the Light of the Ptychopterygia of Palaeozoic Sharks. Anat. Anz. XI. Bd. 1896. (Vergl. auch „Natural Science". Vol. VIII. 1896.)
Döderlein, L., Das Skelett von Pleuracanthus. Zool. Anz. XII. Jahrg. 1889.
Dohrn, A., Vergl. die beim Schultergürtel aufgeführte Arbeit dieses Autors.
— — Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VI. Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier. Mitteil. aus der zoolog. Station zu Neapel. V. Bd. 1. Heft. 1886.
Dollo, L., Sur l'origine de la nageoire caudale des Ichthyosaures. Bull Soc. Belge de Géologie. T. VI. 1892.
Ducret, E., Contrib. à l'étude du développment des Membres pairs et impairs des poissons téléostéens, type Trutta lacustris. Inaug.-Diss. Lausanne 1894.
Eisler, P., Die Homologie der Extremitäten. Abhandl. d. Naturf.-Gesellschaft zu Halle. Bd. XIX. 1895. (Enthält auch ein grosses Literatur-Verzeichnis.)
Emery, C., Über die Beziehungen des Cheiropterygiums zum Ichthyopterygium. Zool. Anz. X. Jahrg. 1887.
— — Zur Morphologie des Hand- und Fussskeletts. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.
— — Ulteriori studi sullo scheletro della mano degli Anfibi Anuri. R. Accad. dei Lincei. Vol. I, 1. Serie 5ª Rendiconti Seduta dei 3 aprile 1892.
— — Studi sulla Morfologia dei Membri dei Mammiferi Mem. R. Accad. d. Scienze dell Istituto di Bologna. T. II. 1892.
— — Studi sulla Morfologia dei Membri degli Anfibi sulla Filogenia del Chiropterigio. Ricerche Lab. Anat. Roma e altri Lab. Biologici. Vol. IV. Fasc. 1. 1894.
— — Die fossilen Reste von Archegosaurus und Eryops und ihre Bedeutung für die Morphologie des Gliedmassenskeletts. Anat. Anz. XIV. Bd. 1897.
— — Sulla Morfologia del Tarso dei Mammiferi. Rend. d. R. Accad. d. Lincei. Vol. IV. 2. Sem. Ser. 5. Fasc. 11. 1895.
— — A Propos du Carpe des Anoures. Bull. Scientif. de la France et de la Belgique. T. XXIX. 1896.
— — Beitr. z. Entwickelungsgeschichte der Morphologie des Hand- und Fussskeletts der Marsupialier. In: Semon, Zoolog. Forschungsreisen in Australien etc. Bd. II. Jenaische Denkschriften V. 1897.

Digitized by Google

Emery, C., Über die Beziehungen des Crossopterygiums zu anderen Formen der Gliedmassen der Wirbeltiere. Eine kritische Erwiderung an Herrn Prof. H. Klaatsch. Anat. Anz. XIII. Bd. 1897.
— — Hand- und Fussskelett von Echidna hystrix. In: Semon, Zoolog. Forschungsreisen in Ausralien etc. Bd. III. Jenaische Denkschriften VI. 1902.
Ewart, J. C., The Development of the Skeleton of the Limbs of the Horse. Journ. of Comparat. Pathology and Therapeutics. 1894. (Vergl. auch den Artikel in Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXVIII. 1894.)
Fiebiger, J., Über die Bauchflossen der Gobii. Anat. Anz. Bd. XXVII. 1905.
Fischer, E., Bau und Entwickelung des Carpus und Tarsus vom Hyrax. Jenaische Zeitschr. für Naturw. XXXVII. Bd. 1903.
Fraas, E., Über einen neuen Fund von Ichthyosaurus in Württemberg. Neues Jahrb. f. Mineralogie etc. Bd II. 1892.
Fritsch, A., Über die Brustflosse von Xenacanthus Decheni, Goldf. Zoolog. Anzeiger. Bd. XI. 1888.
— — Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prag 1879 bis 1890. Bd. III. Heft. 1. Selachii (Pleuracanthus, Xenacanthus). Prag 1890.
Fürbringer, M., Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern. Leipzig 1870.
— — Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. II. Teile. Amsterdam 1888.
— — Über die Nervenkanäle im Humerus der Amnioten. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1886.
— — Morphol. Streitfragen. 1. Nervus trochlearis. 2. Rabel's Methode und Behandlung der Extremitätenfrage. Morphol. Jahrb. XXX. Bd. 1902.
Gaupp, E., Mitteilung zur Anatomie des Frosches. I. Carpus und Tarsus. Anat. Anz. XI. Bd. 1895.
Gegenbaur, C., Über das Skelett der Gliedmassen der Wirbeltiere im allgemeinen und der Hintergliedmassen der Selachier insbesondere. Jenaische Zeitschr. Bd. V. 1870.
— — Über die Modifikationen des Skeletts der Hintergliedmassen bei den Männchen der Selachier und der Chimären. Ebendaselbst.
— — Über die Drehung des Humerus. Jenaische Zeitschr. Bd. IV.
— — Untersuchung zur vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1864—1865. I. Heft: Carpus und Tarsus. II. Heft: Brustflosse der Fische.
— — Über das Archipterygium. Jenaische Zeitschr. Bd. VII. 1872.
— — Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.
— — Kritische Bemerkungen über Polydaktylie als Atavismus. Morphol. Jahrb. Bd. IV. 1880.
— — Über das Gliedmassenskelett der Enaliosaurier. Jenaische Zeitschr. Bd. V. Heft 3. 1870.
— — Über Polydaktylie. Morphol. Jahrb. Bd. XIV. 1888.
— — Das Flossenskelett der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. Ebendaselbst. XXII. Bd. 1894.
Gervais, P., Théorie du squelette humain fondée sur la comparaison ostéologique de l'homme et des animaux vertébrés. Paris, Montpellier 1856.
Götte, A., Über Entwickelung und Regeneration des Gliedmassenskeletts der Molche. Leipzig 1879.
Goodsir, On the Morphological Constitution of Limbs. The Edinburgh New Philosoph. Journal. Vol. V. New Series 1857.
Guitel, F., Rech. sur le Développement des Nageoires paires du Cyclopterus Lumpus. Arch. de Zool. expérimentale et générale. 3e Série. Tom. IV.
Harrison, R. G., Über die Entwickelung der nicht knorpelig vorgebildeten Skelettteile in den Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. 42. Bd. 1893.
— — The Development of the Fins of Teleosts. Johns Hopkins University Circulars. No. 111. May 1894.
— — Die Entwickelung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickelungsgeschichte. Bd. 46. 1895.
Haswell, W. A., Studies on the Elasmobranch Skeleton. Proc. Linnean Soc. of New South Wales, Vol. IX. part. I, 1. J.
Hatschek, B., Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. auf der III. Versammlung. Berlin 1889.
Henke, W., und Reyher, C., Studien über die Entwickelung der Extremitäten des Menschen etc. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien. III. Abt. Juliheft 1878.
Hoffmann, C. K., Beitr. zur vergleich. Anat. der Wirbeltiere. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. IX.

Digitized by Google

Holl, M., Über die Entwickelung der Stellung der Gliedmassen des Menschen. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. C. Abtlg. III. Febr. 1891.

Howes, G. B., On the Skeleton and Affinites of the Paired Fins of Ceratodus, with Observations upon those of the Elasmobranchii. Proceed. Zool. Soc. London 1887.

— — Observations on the Pectoral Fin-Skeleton of the Living Batoid Fishes and of the Extinct Genus Squaloraja, with especial reference to the Affinites of the same. Proceed. Zool. Soc. London 1890.

— — On the Pedal Skeleton of the Dorking Fowl, with Remarks on Hexadactylism and Phalangeal Variation in the Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXVI. 1892.

Howes, G. B., and Ridewood, R., On the Carpus and Tarsus of the Anura. Proceed. Zool. Soc. London 1888.

Howes, G. B., and Davies, A. M., Observat. upon the Morphology and Genesis of Supernumerary Phalanges, with especial reference to those of the Amphibia. Proc. Zool. Soc. of London 1888.

Humphry, Observat. on the limbs of vertebrate animals; the plan of their construction; their homology and the comparison of the fore and hind limbs. 1860.

Huxley, T. H., Contributions the Morpholgy. Ichthyopsida. — No. 1. On Ceratodus Forsteri, with Observations on the Classification of Fishes. Proceed. Zool. Soc. Part. I. London 1876.

— — On Ceratodus Forst. etc. Proceed. Zool. Soc. 1876.

Jordan, P., Die Entwickelung der vorderen Extremität der Anuren Batrachier. Inaug.-Dissert. Leipzig 1888.

Jungersen, Hector F. E., Remarks on the Structure of the Hand in Pipa and Xenopus. Annals and Magazine of natural. History. September 1891.

Kehrer, G., Beiträge zur Kenntnis des Carpus und Tarsus der Amphibien. Reptilien und Säuger. Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. I. 1886.

Klaatsch, H., Die Brustflosse der Crossopterygier. Ein Beitrag zur Anwendung der Archipterygiumtheorie auf die Gliedmassen der Landtiere. Festschr. z. 70. Geburtstag von Carl Gegenbaur. Leipzig 1896.

Kollmann, J., Handskelett und Hyperdaktylie. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf der II. Versammlung in Würzburg, den 20.—23. Mai 1888.

Kükenthal, W., Über die Hand der Cetaceen. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888. (Vergl. die verschiedenen Aufsätze dieses Autors im IV. und V. Jahrg. des Anat. Anzeigers, sowie auch dessen grosses Werk: „Vergl. anat. u. entwickelungsgeschichtl. Untersuch. an Waltieren." Jena 1889 und 1893.)

— — Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jahrb. Bd. V. 1890.

— — Mitteilungen über den Carpus des Weisswals. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.

— — Zur Entwickelung des Handskeletts des Krokodils. Ebendaselbst.

Lazarus, S. B., Zur Morphologie des Fuss-Skelettes. Morphol. Jahrb. XXIV. Bd. 1896.

Leboucq, H., Resumé d'un mémoire sur la morphologie du carpe chez les mammifères. Bull. de l'Académie r. de médecine de Belgique; 3. sér. t. XVIII. No. 1.

— — Rech. sur la morphologie du carpe chez la mammifères. Arch. de Biolog. Tom. V. 1884.

— — Sur la morphologie du carpe et du tarse. Anat. Anzeiger, I. Jahrg. No. 1. Jena 1886.

— — De l'os central du carpe chez les mammifères. Acad. Roy. Belgique, 3. sér. tom. IV. 1882.

— — La nageoire pectorale des cétacés au point de vue phylogénique. Anat. Anzeiger. II. Jahrg. 1887.

— — L'Apophyse styloïde du 3e Métacarpien chez l'homme. Annal. de la Soc. de Méd. de Gand 1887. (Enthält auch zahlreiche Literaturangaben.)

— — Rech. sur la Morphologie de la main chez les Pinnipèdes. (Studies from the Museum of Zool. in the Univ. Coll. Dundee 1888.) Vergl. auch Anatom. Anzeiger. 1888.

— — Rech. sur la Morphologie de la main chez les mammifères marins (Pinnipèdes, Siréniens, Cétacés). Arch. de Biologie. T. IX. 1889. (Handelt auch von den Nagelbildungen.

— — Le développement du premier métatarsien et de son articulation tarsienne chez l'homme. Extr. d'annal. de la société de Méd. de Gand, 1882.

— — Rech. sur la Morphologie de l'aile du murin (Vespertilio murinus). Livre jubilaire dédié à Charles van Bambeke etc. Bruxelles 1899.

— — Organogénie des Pinnipèdes Expedition Antarctique Belge. Anvers 1904.

Digitized by Google

Leighton, V. L., The development of the wing of Sterna Wilsonii. Americ. Naturalist, Vol. XXVIII. 1894.

Leuthardt, F., Über die Reduktion der Fingerzahl bei Ungulaten. Inaug.-Dissert. Jena 1890.

Leydig, F., Über den Bau der Zehen bei Batrachiern und die Bedeutung des Fersenhöckers. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.

Marsh, O. C., Versch. Abhandl. über fossile Saurier in Americ. Journ. of science and arts, Vol. XVI—L. Von besonderem Interesse sind folgende Artikel:

1. The limbs of Sauranodon (Vol. XIX).
2. The wings of Pterodactyles (Vol. XXIII).
3. Polydactyle horses, recent and extinct (Vol. XVII).
4. On the Affinities and Classification of the Dinosaurian Reptiles (Vol. L).
5. Restoration of some European Dinosaurs etc. (Ebendaselbst).

Vergl. auch die bei dem Literaturverzeichnis über die Wirbelsäule aufgeführte Schrift von K. Zittel, Über die Flugsaurier aus dem lithogr. Schiefer Bayerns. Palaeontographica. Bd. XXIX.

— — Odontornithes, a Monograph on the extinct toothed birds of North America. Washington 1880.

— — Recent polydactyle horses. Americ. Journ. of Science. Vol. XLIII. April 1892.

Martins, Ch., Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques chez l'homme et chez les mammifères, déduite de la torsion de l'humérus. Extr. de mém. de l'acad. d. Montpellier. T. III, VIII. 1857.

— — Ost. comp. des articulations du coude et du genou. Mémoires de l'acad. de Montpellier. T. III. 1862.

Mayer, P., Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitteil. aus der Zool. Station zu Neapel. VI. Bd. 1885.

Mehnert, E., Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien. Morph. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. VII. Bd. 1897.

Mivart, St. G., Notes on the fins of Elasmobranchs etc. Transact. of the St. Zool. Soc. of London. Vol. X. pt. 10. 1879.

Über die Herkunft der Extremitäten vergl. auch K. E. v. Baer, Über die Entwickelungsgeschichte der Tiere. II. T. Königsberg 1837.

Mollier, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichthyopterygium. II. Das Cheiropterygium. III. Die Entwickelung der paarigen Flossen des Störs. Anatom. Hefte, herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. I. Abt. VIII. Heft (III. Bd. Heft I). 1893 und 1. Abt. XVI. Heft (V. Bd. Heft III) und XXIV. Heft (VIII. Bd. Heft 1).

— — Über die Entwickelung der fünfzehigen Extremität. Sitz.-Ber. der Gesellsch. für Morphologie und Physiologie in München 1894. Heft 1.

Niemiec, J., Rech. morphol. sur les ventouses dans le règne animal. Dissert. Genf 1885.

Norsa, Elisa, Alcune Ricerche sulla Morfologia dei Membri anteriori degli uccelli. Ricerche Lab. Anat. Roma e altri Lab. Biologici Vol. IV. Fasc. I.

Osawa, G., Vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit.

Parker, W. K., On the Morphology of Birds. Proceed. Royal Soc. Vol. 42. (Handelt auch über Sternum, Schulter- und Beckengürtel.) 1887.

— — On the Structure and Development of the Wing in the Common Fowl. Philos. Transact. of the Royal Society of London. Vol. 179. 1888. Vergl. auch dessen Schrift: On the Morphology of the Duck and the Auk Tribes. R. Irish Academy „Cunningham Memoirs". No. VI. Dublin 1890.

— — On the Morphology of a Reptilian Bird. Opisthocomus cristatus. Transact. of the Zoolog. Society of London. Vol. XIII. a. 2. No. 1. 1891.

Paterson, A. Melville, The Position of the mammalian limb; regarded in the light of its innervation and development. Stud. Anatomy from the Anatomical Departement of Owen's College. Vol. I. 1891.

Pée, P. van, Rech. sur les Développment des Extrémités chez Amphiuma et Necturus. Comptes rendus de l'Association des Anatomistes. Ve Session. Liège 1903.

— — Über die Entw. der Extremitäten bei Amphiuma und Necturus. Anatom. Anz. Ergänz.-Heft zum XXIII. Bd. 1903. Ferner: Anat. Anz. Bd. XXIV. 1904.

Perrin, A. Constitution du carpe des Anoures. Bull. sc. de la France et de la Belgique. T. XXVII. 1896.

Pfitzner, W., Die kleine Zehe. Eine anat. Studie. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1890.

— — Bemerk. z. Aufbau des menschl. Carpus. Verhandl. der anat. Gesellsch. auf der VII. Versamml. z. Göttingen. 1893.

Digitized by Google

Pfitzner, W., Ein Fall von beiderseitiger Doppelbildung der fünften Zehe. Nebst Bemerkungen über die angeblichen Rückbildungserscheinungen an der „kleinen" Zehe des Menschen. Morph. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. V. Bd. 2. H. 1895.
— — Beitr. z. Kenntnis des menschl. Extremitätenskeletts. VIII. Die morphol. Elemente des menschl. Handskeletts. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. II. H. 1. 1900.
Prentiss, C. W., Polydactylisme in Man and the domestic Animals, with especial Reference to digital Variations in Swine. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll. Vol. XL. Nr. 6. 1903.
Rabl, C., Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morph. Jahrb. Bd. XIX. 1892.
— — Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. 3. 1901.
— — Über einige Probleme der Morphologie. Anat. Anz. Ergänz.-Heft zum XXIII. Bd. 1903.
Rautenfeld, E. von, Morphol. Untersuchungen über das Skelett der hinteren Gliedmassen von Ganoiden und Teleostiern. Inaug.-Dissert. Dorpat 1882.
Rosenberg, E., Über die Entwickelung des Extremitätenskeletts bei einigen durch Reduktion ihrer Gliedmassen charakterisierten Wirbeltieren. Zeitschr. f. wissens. Zool. Bd. XXIII.
— — Über die Entwickelung der Wirbelsäule und das Centrale Carpi des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.
— — Über einige Entwickelungsstadien des Handskeletts der Emys lutaria Marsili. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
Roux, W., Beitr. zur Morphologie der funktionellen Anspannung. Struktur eines hochdifferenzierten bindegeweb. Organs (Schwanzflosse des Delphins). Arch. für Anat. und Physiol. 1883.
Ruge, G., Die Entwickelungsgeschichte des Skelettes der vorderen Extremität von Spinax niger. Morphol. Jahrb. XXX. Bd. 1902.
Ryder, J. A., On the genesis of the extra terminal phalanges in the Cetacea. The Americ. Naturalist, 1885. Vol. XIX. p. 1013.
Salensky, W., Sur le développment de l'ichthyoptérygie des poissons ganoides et dipnoides. Ann. Mus. Zool. Acad. Impr. Sc St. Pétersbourg. T. 3. No. 3/4. 1898.
Schauinsland, H., vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit. (Hattaria).
Schlosser, M., Über die Modifikationen des Extremitäten-Skeletts bei den einzelnen Säugetierstämmen. Biol. Centralbl. IX. Bd.
Schneider, A., Über die Dipnoi und besonders die Flossen derselben. In „Zoolog. Beiträge". Bd. II. Breslau 1887.
Schumann, A., Das Skelett der Hinterextremitäten von Dipus aegyptius (Hempr. et Ehrbg.). Morph. Jahrb. Bd. 32. 1904.
Semon, R., Die Entwickelung der paarigen Flossen des Ceratodus forsteri. Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. I. (Jenaische Denkschr. Bd. IV.) 1898.
— — Weitere Beiträge zur Physiol. d. Dipnoërflossen, auf Grund neuer, von Mr. Arthur Thomson an Exemplaren von Ceratodus angestellter Beobachtungen. Morphol. Jahrb. Bd. XXVII. 1899.
Sewertzoff, A. N, Die Entwickelung der pentadaktylen Extremität der Wirbeltiere. Anat. Anz Bd. XXV. 1904. (Die Arbeit erstreckt sich im wesentlichen über Reptilien und Amphibien.)
Stieda, L, Der Talus und das Os trigonum Bardeleben's beim Menschen. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.
— — Über die Homologie der Gliedmassen der Säugetiere und des Menschen. Biol. Centralbl. XIII. Bd. 1893.
— — Über die Homologie der Brust- und Beckengliedmassen des Menschen und der Wirbeltiere. Anat. Hefte. I. Abt. H. XXVII. (Bd. VIII. H. 4.)
— — Über die Homologie der Brust- und Beckengliedmassen. Biolog. Centralbl. XVII. Bd. 1897.
Storm, R., The Adhesive Disk of Echeneis. Ann. and Magaz. of natur. Histor. for July 1888. (Enth. eine ausgedehnte Literaturübersicht.)
Strasser, H., Zur Entwickelung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.
Stromer, E., Über die Bedeutung des Foramen entepicondyloideum und des Trochanter tertius der Säugetiere. Morph. Jahrb. XXIX. Bd. 1902.
Stuckens, M., Note sur la ventouse abdominale du Liparis barbatus. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 3me serie, t. VIII. No. 7. 1884.
Studer, Th., Die Forschungsreise S. M. S. „Gazelle" in den Jahren 1874—1876. Herausgegeben von dem hydrograph. Amt der Admiralität. III. Teil: Zoolog. und Geolog.

Digitized by Google

Berlin 1889. (Enthält wertvolle Mitteilungen über die Entwickelung des Extremitätenskeletts der Pinguine.)
Thacher, J. K., Median and Paired Fins, a Contribution to the History of Vertebrate Limbs. Transact. of the Connecticut Academy. Vol. III. 1878.
— — Ventral Fins of Ganoids. Transact. of the Connecticut Academy. Vol. IV. 1878.
Thilenius, G., Die „überzähligen" Karpuselemente menschlicher Embryonen. Anat. Anz. IX. Bd. 1894.
— — Zur Entwickelungsgeschichte der Sesambeine der menschl. Hand. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. V Bd. 2. H. 1895.
— — Das Os intermedium antebrachii des Menschen. Ebendaselbst 1. H.
— — Untersuchungen über die morphol. Bedeutung accessorischer Elemente am menschlichen Karpus (und Tarsus.) Morphol. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. V. Bd. 3. H. 1896.
Thilo, O., Die Umbildungen an den Gliedmassen der Fische. Morphol. Jahrb. XXIV. Bd. 1896 (vergl. auch die Bemerkungen dazu von W. Sörensen, Ebendaselbst XXV. Bd. 1897.) Vergl. auch den Nachtrag Thilo's. Ebendaselbst XXVI. Bd. 1898 und Biolog. Centralbl. XX. Bd. 1900.
Thompson, D'Arcy W., On the Hind Limb of Ichthyosaurus, and on the Morphology of Vertebrate Appendages. Rep. Brit. Assoc. Adv. Soc. 1885. p. 1065—1066.
— — On the Hind-Limb of Ichthyosaurus and on the Morphology of Vertebrate Limbs. Journ. of Anatomy u. Physiol. Vol. XX. 1886.
Tornier, G., Über den Säugetier-Praehallux etc. Arch. f. Naturgeschichte, 1891.
— — Das Entstehen der Gelenkformen. Arch. f. Entw.-Mechanik des Organismen. I. Bd. II. 1—3. 1894/95.
— — Über Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Arch. für Entw.-Mechanik der Organismen. III. Bd. 4. H. und IV. Bd. 1. H. 1896.
— — Über Schwanzregeneration und Doppelschwänze bei Eidechsen und über Entstehungsursachen der Poly- und Syndaktylie der Säugetiere. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde zu Berlin. Jahrg. 1897. Nr. 5.
— — Überzählige Bildungen und Bedeutung der Pathologie für die Biotechnik. Verhdl. d. V. Internat. Zool. Kongr. zu Berlin, 1901.
— — Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillingsbildungen. Zool. Anz. Bd. XXIV. Nr. 650. 1901.
— — Entstehen eines Schweinehinterfusses mit fünf Zehen und der Begleiterscheinungen. Arch. f. Entw.-Mechanik der Organismen. XV. Bd. 2. H. 1902.
— — Entstehen von Vorderfuss-Hyperdaktylie bei Cervus-Arten. Morph. Jahrb. Bd XXXI. 1903.
Traquair, R. H., On Cladodus Neilsoni (Traquair) from the Carboniferous Limestone of East Kilbride. Trans. Geol. Soc. of Glasgow. Vol. XI. p. 1. 1897. (Wichtig für die Anatomie der Brustflossen.)
Tschau, A., Rech. sur l'Extremité antérieure des oiseaux et des Reptiles. Inaug.-Diss. Genève 1889.
Vogt, Ch., Über die Verknöcherung des Hohlhandbandes und anderer Sesambeine der Säuger etc. Inaug.-Dissert. Tübingen 1894.
Weber, M., Studien über Säugetiere. II. Teil Jena 1899. (Handelt u. a. über den Bau der Extremitäten des Elefanten.)
Wiedersheim, R., Salamandrina persp. und Geotriton fuscus. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875.
— — Die ältesten Formen des Karpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876. Nachträgl. Bemerkungen hierzu: Ebendaselbst Bd. III.
— — Labyrinthodon Rütimeyeri. Abhandl. der schweiz. paläontol. Gesellsch. Vol. V. 1878.
— — Über die Vermehrung des Os centrale im Karpus und Tarsus des Axolotl. Morph. Jahrb. Bd. VI.
— — Das Skelett und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morphol. Studien. Heft I. Jena 1880. (Abgedruckt in: Jenaische Zeitschrift, Bd. XIV. Neue Folge, Bd. VII, Heft II.)
— — Das Gliedmassenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.
Zander, R., Ist die Polydaktylie als thermomorphe Varietät oder als Missbildung anzusehen? Arch. f. pathol. Anat. Bd. 125.
Zehnter, L., Beiträge zur Entwickelung von Cypselus melba. Inaug.-Dissert. Bern 1890.
Zwick, W., Beiträge zur Kenntnis des Baues u. der Entwickelung der Amphibiengliedmassen, besonders von Carpus und Tarsus. Tübinger Zool. Arbeiten. II. Bd. Nr. 8.

Digitized by Google

D. Myologie.

Albrecht, P., Beitrag zur Morphologie des M. omo-hyoideus und der ventralen, inneren Interbranchial-Muskulatur. Inaug.-Diss. Kiel 1876.

Allis, E. Phelps (vergl. die Fisch-Schädel aufgeführte Literatur).

Bardeleben, C., Muskel und Faszie. Jenaische Zeitschr. Bd. XI. N. F. VIII.

— — Über die Hand- und Fussmuskeln der Säugetiere, besonders die des Praepollex (Praehallux) und Postminimus. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890. (Vergl. auch die viele Angaben enthaltende, beim Extremitätenskelett aufgeführte Arbeit des Verfassers: On the Bones and Muscles of the Mammalian Hand and Foot.)

Baum, J., Beitr. z. Kenntnis der Muskelspindeln. Anat. Hefte. H. 42/43, 13. Bd. H. 2. 1900.

Baum u. Kirstein (vergl. die Literatur über das Gehörorgan).

Bertelli, D., Ricerche sulla Morfologia del Muscolo Diaframma nei Mammiferi. Arch. per le Science mediche. Vol. XIX. No. 19. 1895.

— — Pieghe dei Reni primitivi nei Rettili. Contributo allo Sviluppo del Diaframma. Atti della Società Toscana di Scienze naturali resid. in Pisa. Memorie, Vol. XV und XVI. 1897.

— — Contributo alla morfologia ed allo sviluppo del diaframma ornitico. Monit. zoolog. Ital. Anno IX. No. 10. 1898.

Bischoff, Th., Beitrag zur Anat. des Hylobates leuciscus. München 1870.

Blum, F., Die Schwanzmuskulatur des Menschen. Anat. Hefte (Merkel und Bonnet). 1. Abt. Heft XIII. (IV. Bd. H. 3). 1894.

Bovero, A., Ricerche morfologiche sur Musculus Cutaneo-Mucosus Labii. Accad. R. d. Scienze di Torino. Cl. sc. fis. mat. e nat. Ser. 2a, T. LII. 1902.

Brachet, A., Rech. sur le Développ. du Diaphragme et du Foie chez le Lapin. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. norm. et pathol. de l'homme et des animaux. publ. p. Math. Duval. XXXIe année 1895. Nr. 6.

Bradley Charnock, O., The Muscles of Mastication and the Movements of the Skull in Lacertilia. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. XVIII. Bd. H. 4. 1903. (Vergl. auch J. Versluys, Anat. Anz. Bd. 24. 1904.)

Braus, H., Beitr. z. Entw. der Muskulatur und des periph. Nervensystems der Selachier. 1. und II. T. Morph. Jahrb. Bd. XXVI u. XXVII. 1898/99.

— — Die Muskeln u. Nerven der Ceratodusflosse. Aus: Semon, Forschungsreisen, Bd. I. 1900.

Broman, J., Über die Entwickelung des Zwerchfells beim Menschen. Anat. Anz. XXI. Bd. 1902. Ergänzungs-heft. (Verhandl. d. Anat. Gesellsch. a. d. 16. Versammlung in Halle a. S. 22.—25. April 1902).

Brooks, H., On the Morphology of the Extensor Muscles. Studies from the Museum of Zoology in University College Dundee. Dundee 1889.

Bruner, H. L., Ein neuer Muskelapparat zum Schliessen und Öffnen der Nasenlöcher bei den Salamandriden. Anat. Anz. XII. Bd. 1896. Vergl. auch Arch. für Anat. u. Physiol. Anat. Abteilung 1896.

— — Description of New Facial Muscles in Anura with New Observations on the Nasal Muscles of Salamandridae. Anat. Anz. XV. Bd. 1899.

Buffa, P., Ricerche sulla Muscolatura cutanea dei Serpenti. Accad. Veneto-Trentino-Istriana Cl. I. Vol. I. 1904.

Buri, R. O., Zur Anat. des Flügels von Micropus melba u. einige andere Coracornithes. Jen. Zeitschr. Bd. XXXIII. N. F. XXVI. 1900.

Cadiat, M., Du développement de la partie cephalothoracique de l'embryon, de la formation du diaphragma, des pleures, du pericarde, du pharynx et de l'oesophage. Journ. de l'anat. et de la physiol. Vol. XIV. 1878.

Carlson, A., Untersuch. über Gliedmassenreste bei Schlangen. Königl. Schwed. Akad. Bd. XI. Nr. 11.

Chappuis, Die morphol. Stellung der kleinen, hinteren Kopfmuskeln. Inaug.-Dissert. Bern 1876.

Corning, H. K., Über die Entw. der Kopf- und Extremitäten-Muskulatur bei Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XXVIII. 1899.

Cuvier, G, Leçons d'anatomie comparée. Vol. I, II. Paris 1835.

Dugès, A., Rech. sur l'ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différents âges. Paris 1834.

Davidoff, M. von, Beitr. z. vergl. Anat. der hinteren Gliedmassen der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. V—VI. 1879 und 1880.

Digitized by Google

Drüner, L., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. I. und II. Teil. Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie u. Ontogenie der Tiere. XV. Bd. 3. H. 1901., XIX. Bd. 3.—4. H. 1904.
— — Über die Muskulatur des Vilszerulskeletts der Urodelen. Anat. Anz. XXIII. Bd. Ergänz.-H. 1903.
De Man, Verglijkende myologische en neurologische Studien over Amphibien en Vogels. Leiden 1873.
Ecker, A., und Wiedersheim, R., Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864 bis 1882. III. Auflage bearbeitet von E. Gaupp.
Eggeling, H., Zur Morphologie der Damm-Muskulatur. Morphol. Jahrb. Bd. XXIV. 1896.
Engert, H., Die Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Vögeln. Morphol. Jahrb. XXIX. Bd. 1900.
Favaro, G., Ricerche sulla Morfologia e sullo Sviluppo dei Muscoli gracili del dorso (Musculi supra-carinales) dei Teleostei. Arch. Ital. di Anat. e di Embr. Vol. I. Fasc. 3. 1902.
— — Intorno ai muscoli dorsali dei Lacertidi. Monit. Zool. Ital. Anno XIV. Nr. 2. 1903.
— — Ricerche intorno allo sviluppo dei muscoli dorsali, laterali e prevertebrali negli amnioti. Arch. Ital. di Anat. e di Embr. Vol. II. Fasc. 2. 1903.
Fischer, J. G., Anat. Abhandl. über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.
Fischel, A., Zur Entw. der ventr. Rumpf- und der Extremitätenmuskulatur der Vögel u. Säugetiere. Morph. Jahrb. XXIII. Bd. 1895.
Forster, A., Über den morphol. Wert der Chorda obliqua antibrachii anterior u. posterior. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. VIII. 1904.
— — Die Insertion des Musc. semimembranosus etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1903.
— — Das Muskelsystem eines männl. Papua-Neugeborenen. Nova Acta. K. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf. Bd. LXXXII. Nr. 1. 1904.
Fürbringer, M., Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern. Leipzig 1870.
— — Zur vergl. Anat. der Schultermuskeln. 1., 2. und 4. Teil in: Jenaische Zeitschr. Bd. VII und VIII. 3. Teil in: Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.
— — Zur vergl. Anat. des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. V. Teil. Vögel. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XXXVI. Bd. N. F. XXIX. 1902.
Fürbringer, P., Unters. z. vergl. Anat. der Muskulatur des Kopfskeletts d. Cyklostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. IX. N. F. II.
— — Über Deutung und Nomenklatur der Muskulatur des Vogelflügels. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1885.
— — Über die mit dem Viszeralskelett verbundenen spinalen Muskeln bei Selachiern. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXX. N. F. XXIII.
Fürst, C. M., Der Musculus popliteus und seine Sehne. Kongl. Fysiogr. Sällsk. Handb. Bd. XIV. Nr. 1. Lund 1903.
Gadow, H., Unters. über die Bauchmuskeln der Krokodile, Eidechsen und Schildkröten. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.
— — Zur vergl. Anatomie der Muskeln des Beckens und der hinteren Gliedmassen der Ratiten. Jena 1880.
— — Beitr. zur Myologie der hinteren Extremitäten der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1881.
— — Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abteilung: Vögel.
Gaupp, E., Mitteil. zur Anat. des Frosches. II. Hand- und Fussmuskeln des Frosches. Anat. Anz. XI Bd. 1895. III. Die Bauchmuskeln des Frosches. Ebendaselbst. IV. Über die angebl. Nasenmuskeln des Frosches nebst Bemerkungen über die Hautmuskulatur der Anuren überhaupt. Ebendaselbst XII. Bd.
Gegenbaur, C., Über den M. omo-hyoideus und seine Schlüsselbeinverbindung. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.
Gehrig, K., Neue Beitr. z. Geschichte des Achselbogens des Menschen, eines Rudimentes des Panniculus carnosus der Mammalier. Morph. Jahrb. Bd. XXXI. 1903.
Giglio-Tos, E., Sull' Omologia tra il Diaframma degli Anfibi anuri e quello dei Mammiferi. Atti della R. Academia delle Scienze di Torino. Vol. XXIX. 1894.
von Gorski, Über das Becken der Saurier. Inaug.-Diss. Dorpat 1852.
Gössnitz, W. von, Beitrag zur Diapragmafrage. Aus: Semon, Zoolog. Forschungsreisen etc. Bd. IV. 1901.
— — Sechs Fälle von linksseitigem Zwerchfelldefekt. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XXXVIII. Bd. 1903. Enthält u. a. auch eine umfassende Literatur-Übersicht, worin auf die Ontog. u. Phylog. des Zwerchfells Rücksicht genommen ist.

Digitized by Google

Grenacher, Muskulatur der Cyklostomen und Leptocardier. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XVII.
Günther, A., Contrib. to the anat. of Hatteria (Rhynchocephalus Owen). Philos. Trans. London 1847.
Haack, K., Vergl. Unters. über die Muskulatur der Gliedmassen und des Stammes bei der Katze, dem Hasen und Kaninchen. Inaug.-Dissert. Bern 1903.
Hair, M., On the muscular fibres of the Alligator. Journ. of anat. and phys. Vol. II.
Harrison, R. G., The Metamerisme of the Dorsal and the Ventral Longitudinal Muscles of the Teleosts. John Hopkins University Circulars, Nr. 111. May, 1894.
Hatta, S., On the Relation of the metamerie Segmentation of Mesoblast in Petromyzon to that in Amphioxus and the higher Craniota. Annot. zoolog. Japon. Vol. IV. P. I. 1901.
Haughton, M., On the muscular Anatomy of the Crocodile. Proceed. Roy. Irish. Acad. Dublin. Vol. IX. Dieselbe Abhandl. figuriert auch in: Annals and Magazine of Nat. Hist. London III. Ser. vol. XVI.
— — On the muscular Anatomy of the Alligator. Annals and Magaz. of Nat. Hist. London IV. Ser. vol. I.
Hellen, E. v. d., Beitr. z. Anatomie des Zwerchfells. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. VI. H. 1. 1903.
Henle, J., Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Braunschweig 1868.
Hepburn, D., The Comparative Anatomy of the Muscles and Nerves of the Superior and Inferior Extremities of Anthropoid Apes. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXVI. 1892.
His, W., Mitteil. zur Embryologie der Säugetiere und des Menschen. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1881.
Hochstetter, F., Über partielle und totale Scheidenwandbildung zwischen Pleurahöhle und Peritonealhöhle bei einigen Sauriern. Morphol. Jahrb. Bd. XXVII. 1899.
Hoffmann, C. K., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abt.: Amphibien und Reptilien.
Hogge, A., Recherches sur les muscles du périnée et du diaphragme pelvien etc. Annal. Maladies des organes génito-urinaires. 15—16 Août. 1904.
Holl, M., Zur Homologie und Phylogenese der Muskeln des Beckenausganges des Menschen. Anat. Anz. XII. Bd. 1896.
— — Die Muskeln im Beckenausgange des Menschen (Referat). Ergebn. d. Anatomie u. Entw.-Gesch. XI. Bd. 1901.
Huxley, T. H., Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Deutsch v. Ratzel. Breslau 1873.
Humphry, The muscles of the smooth Dog-Fish (Mustelus laevis). Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 1873.
— — The muscles of Ceradotus. Ebendaselbst.
— — The muscles and nerves of the Cryptbranchus japonicus. Ebendaselbst.
— — The muscles of Lepidosiren annectens with the cranial nerves. Ebendaselbst.
— — The muscles of the Glass-Snake (Pseudopus Pallasii). Ebendaselbst.
— — On the disposition of muscles in vertebrate animals. Ebendaselbst.
— — On the disposition and homologies of the extensor and flexor muscles of the leg and fore-arm. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. III.
Jaquet, M., Contrib. à l'anat. comp. des systèmes squelettaire et musculaire de Chimaera Collei, Callorhynchus antarct., Spinax niger, Protopterus, Ceratodus und Axolotl. Arch. de scienc. médical. Bukarest. T. II. 1897. Vergl. auch: Arch. d. Sciences. médic. T. 5. 1900.
Juge, M., Rech. sur les Nerves cerebraux et la Musculature céphalique du Silurus glanis. Rev. Suisse de Zool. T. VI. 1898.
Kaestner, S., Über die allgemeine Entwickelung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbeltieren. Mit besonderer Berücksichtigung der Selachier, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1892.
— — Die Entwickelung der Extremitäten- und Bauchmuskulatur bei den anuren Amphibien. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1893.
Killian, G., Zur vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.
Kohlbrugge, J. H. F., Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates (Muskeln und Nerven). Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ost-Indien. Heft 2. Leiden 1890.
— — Muskeln und periphere Nerven der Primaten, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Anomalien. Eine vergl. anat. u. anthropol. Untersuchung. Verhandl. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Amsterdam. II. Sect. T. V. No. 6. 1897.
— — Die Homotypie des Halses und Rumpfes. Eine vergl. Untersuchung der Hals- und

Digitized by Google

Brustnerven und ihrer Muskeln, mit einem Anhang über den N. facialis. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anatom. Abt. 1898.
Kolster, R., Vergl. anat. Studien über den M. pronator teres der Säugetiere. Anat. Hefte. LVI.—LVII. Heft (XVII. Bd. H. 3/4) 1901.
Langerhans, P., Zur Anat. des Amphioxus lanc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
— — Unters. über Petromyzon Planeri. Verhandl. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. 1875.
Lartschneider, J., Die Steissbeinmuskeln des Menschen. Denkschr. d. math.-naturw. Kl. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Bd. LXI. Wien 1895.
— — Zur vergl. Anat. d. Diaphragma pelvis. Sitz.-Ber. derselben Akad. Bd. CIV. Abt. III. 1895.
Le Double, A. F., Traité des Variations du Système musculaire de l'homme et de leur signification au point de vue de l'Anthropologie zoologique. Paris 1897.
Leche, W., Zur Morphologie der Beckenregion der Insectivora. Vorl. Mitteil. Morph. Jahr. Bd. VI. 1880.
— — Zur Anat. der Beckenregion bei Insectivora etc. K. schwed. Akad. d. Wissensch. Bd. XX. Nr. 4. 1882. Vergl. auch Leche in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches.
Livini, F., Contribuzione alla morphologia del M. rectus abdominis e del M. supracostalis nell' uomo. Arch. Ital. Anat. e Embriol. Vol. IV. Fasc. 1. 1905.
Lubsen, Nzn. J., Unters. z. vergleichenden Segmental-Anatomie. I. Zur Sklerozonentheorie. „Petrus Camper". Dl. II. Afl. 1.
Macalister, A., On the homologies of the flexor nucles of the vertebrate limbs. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. II.
Maj, A., Contributo allo studio dello sviluppo della Muscolatura negli arti (Gallus domesticus). Boll. Soc. Med. Chir. di Pavia 1901.
Mall, P., On the Development of the human Diaphragm. Proc. Assoc. Americ. Anatomists 1900. (Vergl. auch Journ. of Morph. Vol. 12. 1897.)
Maurer, F., Der Aufbau und die Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morph. Jahrb. XVIII. Bd. 1892.
— — Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyklostomen und höheren Wirbeltieren. Morph. Jahrb. Bd. XXI. 1894.
— — Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Wirbeltiere. A. d. Festschr. f. Carl Gegenbaur, 1896. Vergl. auch die Abhandlg. im Morph. Jahrb. XXVI. Bd. 1898.
— — Die Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere und die Phylogenie der Muskelfaser. Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Gesch. IX. Bd. 1899.
Meckel, J. F., System der vergl. Anat. Bd. III und IV. Halle 1821—33.
Michaelis, P., Beitr. z. vergl. Myologie des Cynocephalus babuin, Simia satyrus, Troglodytes niger. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1903.
Mivart, St. G., On the myology of Menopoma allegh., Menobranchus int., Chamaeleon Parsonii. Proceed. Zool. Soc. London 1869 und 1870.
Müller, J., Vergl. Anat. der Myxinoiden. Berlin 1834—45.
Neal, H. V., The Development of the Hypoglossus Musculature in Petromyzou and Squalus. Anat. Anz. Bd. XIII. 1897.
Nussbaum, M., Nerv und Muskel. I. u. II. Mitteilung. Der Oberschenkel einiger anuren Batrachier. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 47 u. 52.
Osawa, G., Vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit.
Owen, R., Anatomie of vertebrates. Vol. I. London 1866.
Pardi, F., La Morfologia comparata dei muscoli Psoas minor, Ilio-Psoas e Quadratus lumborum. Atti. Soc. Tos. Sc. Nat. Vol. XIX. 1902.
Paterson, On the Fate of the Muscle Plate, and the Development of the Spinal Nerves and Limb Plexuses in Birds and Mammals. Quart. Journ. of Microscop. Sc. Vol. XXVIII. N. Ser. 1888.
Perrin, A., Contrib. à l'étude de la myologie comparée: Membre posterior chez un certain nombre de Batraciens et des Sauriens. Bull. scient. de la France et de la Belgique. T. XXIV. 1893.
Phelps Allis, E., The cranial muscles and cranial and first spinal Nerves in Amia Calva. Journ. of Morphol. Vol. XII. 3. 1897.
Ravn, E., Unters. über die Entwickelung des Diaphragmas und der benachb. Organe bei den Wirbeltieren. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1889 und Suppl. 1889. (Enthält ein ausführliches Literatur-Verzeichnis. Behandelt Lacerta und Kaninchen.) Vergl. auch Biol. Zentralbl. Bd. VII.
Reiser, E., Vergl. Untersuch. über die Skelettmuskulatur von Hirsch, Reh, Schaf und Ziege. Inaug.-Dissert. Bern 1903.

Digitized by Google

Retzius, G., Biolog. Untersuchungen. N. F. I. Nr. 2. Muskelfübrille und Sarkoplasma. Stockholm 1890.
Rex, H., Ein Beitrag zur Kenntnis der Muskulatur der Mundspalte der Affen. Morph. Jahrb. Bd. XII. 1887.
Ruge, G., Entwickelungsvorgänge an der Muskulatur des menschl. Fusses. Morph. Jahrb. Bd. IV. Suppl.-H. 1878.
— — Zur vergl. Anat. der tieferen Muskeln in der Fusssohle. Ebendaselbst.
— — Untersuchungen über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fuss des Menschen und der Säugetiere. Ebendaselbst.
— — Über die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1885.
— — Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Primaten. Leipzig 1887.
— — Die vom Facialis innervierten Muskeln des Halses, Nackens und des Schädels eines jungen Gorilla („Gesichtsmuskeln"). Morph. Jahrb. XII. Bd. 1887.
— — Anatomisches über den Rumpf der Hylobatiden (Skelett, Muskulatur, Abschnitte des Gefäss- und Nervensystems, seröse Höhlen). Ein Beitrag zur Bestimmung der Stellung dieses Genus im Systeme. Heft 2. Leiden 1890.
— — Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugetieren. Der M. rectus thoraco-abdominalis der Primaten. Morph. Jahrb. Bd. XIX. 1892.
— — Die ventrale Rumpfmuskulatur der anuren Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XXII. 1894.
— — Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. Aus Semon: Zool. Forschungsreisen in Australien u. dem malayischen Archipel. Bd. II Jenaische Denkschr. V.
— — Der Hautrumpfmuskel der Säugetiere. — Der M. sternalis und der Achselbogen des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1905.
Rüdinger, N., Die Muskeln der vorderen Extremitäten der Vögel und Reptilien. Mit besonderer Rücksicht auf die analogen und homologen Muskeln bei Säugetieren und Menschen. Harburg 1868.
Saar, G. v., Zur vergl. Anatomie der Brustmuskeln und des Deltamuskels. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtlg 1903.
Schneider, A., Beitr. zur vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879. (Enthält als Anhang „Grundzüge einer Myologie der Wirbeltiere".)
Selenka, E., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abtlg. Vögel.
Seydel, O., Über die Zwischensehnen und den metameren Aufbau des M. obliquus thoraco-abdominalis (abdominis) externus der Säugetiere. Morph. Jahrb. XVIII. Bd. 1892.
Sioli, Vergl. Untersuch. über die Bauch- und Zwischenrippenmuskulatur der Wirbeltiere. Inaug.-Dissert. Halle 1875.
Smalian, C., Beitr. zur Anatomie der Amphisbaeniden. Zeitschr. für wiss. Zoologie. XLII. Bd.
Stannius, H., Handbuch der Zootomie. II. T.: Die Wirbeltiere. Berlin 1856.
Testut, L., Les anomalies musculaires chez l'homme expliquées par l'anatomie comparée leur importance en Anthropologie. Paris 1884.
Tiesing, B., Ein Beitr. z. Kenntn. der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXX. N. F. XXIII.
Tobler, L., Der Achselbögen des Menschen, als Rudiment des Panniculus carnosus der Mammalier. Morphol. Jahrb. Bd. XXX. 1902.
Uskow, N., Über die Entwickelung des Zwerchfells, des Perikardiums und des Coeloms. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXII. 1883.
Vetter, B., Untersuchungen zur vergl. Anat. der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII und XII. N. F. I. Bd.
Weber, M., Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ostindien. Hft 2. Leiden 1890.
Westling, Ch., Anat. Unters. über Echidna. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. XV. Afd. IV. 1889 (enthält eine Literatur-Übersicht über die Myologie der Monotremen).
Wiedersheim, R., Salamandrina persp. und Geotriton fuscus etc. Genua 1875 (enthält eine ausführliche Schilderung des Schleudermechanismus der Zunge von Geotriton fuscus).
— — Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879. (Vergl. auch die beim Nervensystem aufgeführten Arbeiten von Ch. Westling und A. Carlson.)
— — Beiträge zur Kenntnis der äusseren Nase von Semnopithecus nasicus. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. III. H. 2. 1901.
Wijhe, J. W. van, Über die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandl. d. K. Akad. d. Wissensch. z. Amsterdam 1893.
Wilson, J. T., On the Myology of Notoryctes Typhlops with comparative Notes. Trans. Roy. Soc. of S. Australia 1894.

Digitized by Google

Windle, B. C. A., The flexors of the digits of the hand. I. The Muscular of the Fore Arm. Journ. of Anat. u. Physiol. Vol. XXIV. 1889.
— — The pectoral Group of Muscles. Transact. R. Irish. Acad. Vol. XXIX. part. XII. 1889.
— — The Muscles of Mammals with Special Relation to Human Myology. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXVII. 1898.
Windle, B. C. A, and Parsons, F. G., On the Myology of the Terrestrial Carnivora, P. I. Muscles of the Head, Neck and Fore-Limb. Proc. Zool. Soc. London 1897. P. II. Muscles of the hindlimb and trunk. Ebendaselbst 1898.
— — On the Myology of the Edentater. Ebendaselbst 1899.
— — On the Muscles of the Ungulata. Ebendaselbst 1901.

E. Elektrische Organe.

Babuchin, Über die Bedeutung und Entwickelung der pseudoelektrischen Organe. Mediz. Centr.-Blatt. Nr. 35, p. 545—548.
— — Entwickelung der elektrischen Organe und Bedeutung der mot. Endplatten. Mediz. Centr.-Blatt. 1870. Nr. 16 und 17.
— — Übersicht der neueren Untersuchungen über Entwickelung, Bau und physiol. Verhältnisse der elektrischen und pseudo-elektrischen Organe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876.
— — Beobachtungen und Versuche am Zitterwelse und Mormyrus des Niles. Arch. f. Anat. und Physiol. 1877.
Ballowitz, R., Über den Bau des elektrischen Organes von Torpedo mit besonderer Berücksichtigung der Nervenendigungen in demselben. Arch. f. mikr. Anat. 42. Bd. 1893. (Enthält eine ausführliche Literaturübersicht.)
— — Über den feineren Bau des elektrischen Organs des gewöhnlichen Rochen (Raja clavata L.). Anat. Hefte, herausgeg. v. F. Merkel und R. Bonnet. I. Abtl. H. XXIII (VII. Bd. H. 3.)
— — Zur Anat. des Zitteraales (Gymnotes electricus L.), mit besonderer Berücksichtigung seiner elektrischen Organe. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. L. 1897.
— — Die Nervenendigungen in dem elektrischen Organ des afrikanischen Zitterwelses (Malopterurus electricus Lacép.). Anat. Anz. Bd. XV. 1898.
Du Bois-Reymond, E., Gesammelte Abhandl. zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysik. Bd. II.
— — Vorl. Bericht über die von Professor G. Fritsch in Ägypten angestellten neuen Untersuchungen an elektrischen Fischen. Monatsschr. d. Berl. Akad. Dez. 1881.
Boll, F. Beitr. zur Physiol. von Torpedo. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873.
— — 1. Die Struktur der elektrischen Platten von Torpedo. 2. Die Struktur der elektrischen Platten von Malopterurus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1874.
— — Neue Untersuchungen zur Anat. und Physiol. von Torpedo. Monatsber. der Berl. Akad. 1875.
— — Neue Untersuchungen über die elektrischen Platten von Torpedo. Arch. f. Anat. und Physiol. 1876.
Ciaccio, G. V., Intorno all' intima tessitura dell' organo elletrico della torpedine (Torpedo Narke.) Accad. delle scienze dell' istituto di Bologna. 21. Maggio 1874. Deutsch in Moleschott's Untersuchungen. Bd. XI, 4. S. 416—419.
Crevatin, F., Über das sogen. Stäbchennetz im elektr. Organ des Zitterrochen. Anat. Anz. XIV. Bd. 1898.
Ecker, A., Einige Beobachtungen über die Entwickelung der Nerven des elektrischen Organs von Torpedo Galvanii. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. 1848.
— — Unters. zur Ichthyologie. Freiburg 1857.
Ewart, J. C., The Electric Organ of the Skate. Philos. Transact. Royal Soc. London. Vol. 179. 1888.
— — The Electric Organ of the Skate. Philos. Transact. R. Soc. Vol. 1883. London 1892.
Fritsch, G., Bericht über die Fortsetzung der Untersuchungen an elektrischen Fischen. Beitr. zur Embryol. von Torpedo. Sitzungsber. der Berl. Akad. 1883.
— — Die elektr. Fische. Nach neuen Untersuchungen anatomisch-zoologisch dargestellt. Abtlg. I. Malopterurus electricus. Leipzig 1887. Abtlg. II. Die Torpedineen. Leipzig 1890. (Siehe auch die anderen Schriften dieses Autors in den Sitz.-Ber. der Berliner Akademie der letzten 10 Jahre.)
— — Zur Organisation des Gymnarchus niloticus. Sitzungsber. d. Berl. Akad.

Digitized by Google

Gotch, F., The Electromotive Properties of the Electrical Organ of Torpedo marmorata. (Zwei Abhandlungen.) Philos. Transact. Royal. Soc. of London. Vol. 178 (1887) and 179 (1888.) (Physiologischen Inhaltes.)
Hartmann, R., Bemerk. über die elektrischen Organe der Fische. Arch. f. Anat. und Physiol. 1861.
Iwanzoff, N, Der mikrosk. Bau des elektrischen Organs von Torpedo. Bull. de Moscou 1894. (Enthält u. a. eine ausführliche historische Übersicht.)
— — Das Schwanzorgan von Raja. Ebendaselbst. 1895.
Retzius, G., Über die Endigung der Nerven im elektrischen Organ von Raja clavata und Raja radiata. Biolog. Untersuchungen, N. F. VIII. 1898. (Enthält u. a. eine ausführl. Literatur-Übersicht.)
Sachs, C., Beobachtungen und Versuche am südamerikanischen Zitteraale (Gymnotus electricus). In Briefen an den Herausgeber (Du Bois-Reymond) und mit Vorbemerkungen des letzteren. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1877.
de Sanctis, L., Embryogénie des Organs électriques de la torpille et des organs pseudo-électriques de la raie. Journ. de Zool. p. Gervais II. p. 336–342.
Sanderson, J. Burdon, and Gotch, Francis, On the electrical Organ of the Skate. Journ. of Physiol., vol. X. 1889.
Schultze, M., Zur Kenntnis der elektr. Organe der Fische. Abhdlg. d. naturf. Gesellsch. zu Halle. IV. und V. Bd. 1858 und 1859.

F. Nervensystem [1]).

a) Zentrales Nervensystem.

1. Fische.

Ahlborn, F., Zur Neurologie der Petromyzonten. Vorl. Mitt. Gött. Nachr. Nr. 20. 1882.
— — Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883.
Auerbach, L., Die Lobi optici der Teleostier und die Vierhügel der höher organisierten Gehirne. Morph. Jahrb. Bd. XIV. 1888.
Balfour, F. M., The development of Elasmobranch Fishes. Journ. of Anat. and Phys. Vol. X. (Auch als Monographie ersch., London 1878.)
Balfour, F. M., and Parker, W. N., On the structure and development of Lepidosteus. Philos. Transact. of the Roy. Soc., London 1882, pt. II.
Beard, J., The History of a Transient Nervous Apparatus in certain Ichthyopsida. Zoolog. Jahrb. Abtl. f. Morphol. Bd. IX. 1896.
Bellonci, J., Über den Ursprung des Nervus opticus und den feineren Bau des Tectum opticum der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1880.
— — Über die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVII. 1888.
Boeke, J., Die Bedeutung des Infundibulums in der Entwickelung der Knochenfische. Anat. Anz. XX. Bd 1901.
— — Über das Homologon des Infundibularorganes bei Amphioxus lanceolatus. Anat. Anz. XXI. Bd. 1902.
— — „On the infundibularregion of the brain of Amphioxus lanceolatus." K. Akad. d. Wetensch. te Amsterdam. Proceed of the Meeting of Saturday April 19. 1902.
— — „On the development of the entoderm, of Kupffer's vesicle of the mesoderm of the head and of the infundibulum in Muraenoids." Ebendaselbst. Proceed. of the Meeting of Saturday February 22, 1902.
— — Über das Mesektoderm der Ganglienleisten und die Entwickelung der Hypophyse bei den Muraenoiden. „Petrus Camper", Dl. II. Afl. 4. 1904.
Borchert, M., Zur Kenntnis des Centralnervensystems von Torpedo. Neurobiolog. Arbeiten, herausgeg. von O. Vogt, 1. Bd. 1. Liefrg. 1. Mitteilg. Jena 1903.
Burckhardt, R., Zur vergl. Anatomie d. Vorderhirns bei Fischen. Anat. Anz. IX. Bd. 1894.

[1]) Ich verweise an dieser Stelle auf das Werk von A. Bethe: Allgemeine Anatomie u. Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903. Dasselbe enthält u. a. ein umfassendes Literatur-Verzeichnis. Es handelt in erster Linie von der Neuronentheorie und ihrer Bekämpfung.

Digitized by Google

Burckhardt, R., Der Bauplan des Wirbeltiergehirns. Morph. Arb., herausgeg. von G. Schwalbe. IV. Bd. 2. Heft. 1894.
Busch, W., De Selachiorum et Ganoideorum encephalo. Berlin 1848.
Calberla, E., Zur Entwickelung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.
Carus, C. G., Versuch einer Darstellung des Nervensystems und besonders des Gehirns. Leipzig 1814.
Cuvier et Valenciennes, Hist. nat. des poissons. T. I. Paris 1828.
Dendy, A., On a pair of ciliated grooves in the brain of the Ammocoete apparently serving to promote the circulation of the fluid in the brain-cavity. Proc. Royal Soc. Vol. 69, London 1902.
Dohrn, A., Stud. zur Urgesch. des Wirbeltierkörpers. Mitteil. aus d. Zool. Station zu Neapel. III. Bd. 1891, Heft 2 und IV. Bd. 1882, Heft 1. Ferner Bd. VI. Heft 3. 1884. Letzterer Aufsatz handelt zum grossen Teile über Hirnnerven im Anschluss an die von Dohrn vertretene Auffassung der Phylogenie des Schädels. Ferner Bd. VIII, 1888, Bd. IX, 1890, Bd. X, 1891.
Ecker, A., Anat. Beschreib. des Gehirns vom karpfenartigen Nilhecht. 1854.
Edinger, L., Untersuchungen über die vergl. Anatomie des Gehirns. 1. Das Vorderhirn. 2. Das Zwischenhirn (Selachier, Amphibien.) Frankfurt a/M. 1888, 1891. (Behandelt die feineren Strukturverhältnisse bei Fischen, Amphibien und Reptilien.)
— — Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Tiere. 6. Aufl. Leipzig 1900. 7. Aufl. 1. Bd. 1904.
Fritsch, G., Unters. über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin 1878.
— — Über einige bemerkenswerte Elemente des Centralnervensystems von Lophius piscatorus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.
Froriep, A., Über die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1901.
Fusari, R., Unters. über die feinere Anatomie des Gehirns der Teleostier. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. IV. 1887.
Gierse, A., Unters. über das Gehirn und die Kopfnerven von Cyclothone acclinidens. Morph. Jahrb. 32. Bd. 1904.
Götte, A., Beitr. z. Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. III. Über die Entwickelung des Zentralnervensystems der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.
— — Über die Entstehung und die Homologien des Hirnanhangs. Zool. Anz. VI. Jahrg. 1883. Nr. 142.
Goronowitsch, N., Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbeltierkopfes. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1888.
Gottsche, M., Vergl. Anatomie des Gehirns der Grätenfische. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1835.
Gregory jun., E. H., Beitr. z. Entwickel.-Gesch. der Knochenfische. Anat. Hefte von Fr. Merkel und R. Bonnet. I. Abtlg. Arbeiten aus anatomischen Instituten. LXIV./LXV. Heft (XX. Bd.) 1902. (Handelt u. a. über die Hypophyse der Knochenfische.)
Haller, B., Über das Zentralnervensystem, insbesondere über das Rückenmark von Orthagoriscus mola. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
— — Untersuch. über das Rückenmark der Teleostier. Ebendaselbst. XXIII. Bd. 1895.
— — Untersuch. über die Hypophyse und die Infundibularorgane. Morpholog. Jahrb. Bd. XXV. 1897.
— — Vom Bau des Wirbeltiergehirns. I. Teil. Salmo und Scyllium. Morphol. Jahrb. Bd. XXVI. 1898. Vergl. auch die Kritik von Edinger im Journ. of comp. Neurology. Vol. IX. 2. 1899.
Handrick, K., Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane des Argyropelecus hemigymnus. Zoologica. Orig.-Abhandlgn. aus dem Gesamtgebiet der Zoologie. Herausg. von C. Chun. 32. Heft. XIII. Bd. Lief. I. Stuttgart 1901. (Behandelt auch das periphere Nervensystem.)
Hatschek (vergl. dessen beim Kopfskelett aufgeführte Arbeit über die Metamerie des Amphioxus etc.)
Hill, Ch., Primary Segments of the Vertebrate Head. Anat. Anz. XVI. Bd. 1899. (Enthält auch Angaben über das Hühnchen.)
His, W., Eröffnungsrede der VI. Versammlung der Anatom. Gesellschaft zu Wien 1892. (Behandelt die Grundlagen einer allgemeinen Morphologie des Vertebratengehirns.)
Hoffmann, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhandl. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Amsterdam. Bd. XXIII, 1882, und Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1883.
Holm, J. F., The finer Anatomy of the Nervous System of Myxine glutinosa. Morph. Jahrb. Bd. XXIX. 1901.

Digitized by Google

Johnston, J. B., The Olfactory Lobes, Fore-Brain, and Habenular Tracts of Acipenser. A Summary of Work on their minute Structure. Reprint from Zoölogical Bulletin. Vol. I. Nr. 5. (Zoolog. Laboratory, University of Michigan. Ann. Arbor. Sept. 24. 1897.) Vergleiche auch Hind Brain and Cranial Nerves of Acipenser. Anat. Anz. XIV. Bd. 1898.

— — The Brain of Acipenser. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Brain. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere. XV. Bd. 1. u. 2. Heft. 1901. (Behandelt die feinere Anatomie und berücksichtigt auch die Hirnnerven.)

— — Das Gehirn und die Cranialnerven der Anamnier. (Deutsche Übersetzung von K. W. Genthe.) Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. XI. Bd. 1901. (Enth. ein umfass. Literatur-Verzeichnis.)

— — The Brain of Petromyzon. An Attempt to define the primitive functional Divisions of the Central Nervous System. Journ. Comp. Neurol. Vol. XII. Nr. 1. 1902.

Kingsbury, F., The Structure and Morphology of the Oblongata in Fishes. Journ. Comp. Neurol. Vol. VII. 1897.

Kupffer, C., Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.

— — Mitteil. zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes bei Acipenser sturio. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München 1891.

— — Studien z. vergl. Entwickelungsgeschichte der Cranioten. 1. Heft. Die Entwickelung des Kopfes von Acipenser sturio an Medianschnitten untersucht. (Sehr wichtig für die Hirn-Anatomie im allgemeinen.) 2. Heft. Die Entwickelnng des Kopfes von Ammocoetes Planeri. 3. Heft. Die Entwickelung der Kopfnerven von Petromyzon Planeri. 1895. 4. Heft. Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma 1900. München und Leipzig. 1893.

— — Die Deutung des Hirnanhanges. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München 1894.

Legros, R., Développement de la Cavité buccale de l'Amphioxus lanceolatus. Contrib. à l'étude de la morphologie de la tête. Arch. d'Anat. microscop. Nr. 4. T. I. 1897, et Nr. 1. T. II. 1898.

Lenhossék, M. von, Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892. (Vergl. auch die bei den Säugetieren aufgeführten Arbeiten dieses Autors.)

Locy, W. A., Metamerie Segmentation in the Medullary Folds and Embryonic Rim. Anat. Anz. IX. Bd. 1894.

Lundborg, H., Die Entwickelung der Hypophysis und des Saccus vasculosus bei Knochenfischen und Amphibien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. etc. Bd. VII. 1894.

Mayer, F., Das Zentralnervensystem von Ammocoetes. Anatom. Anz. XIII. Bd. 1897. (Behandelt den feineren Bau.)

Mayer, P., Vergl. anat. Studien über das Gehirn der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. 1881.

Miklucho-Maclai, von, Beitr. z. vergl. Neurologie der Wirbeltiere. Das Gehirn der Selachier. Leipzig 1870.

Müller, J., Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1840.

— — und Henle, J., System. Beschreibung der Plagiostomen. Berlin 1841.

Müller, W., Über Entwickelung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri. Jenaische Zeitschr. Bd. VI. 1871.

Nansen, F., The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergen 1887. (Umfasst zahlreiche Wirbellose und von Vertebraten Amphioxus und Myxine.)

Neal, H. V., A Summary of Studies on the Segmentation of the Nervous System in Squalus acanthias. Anat. Anz. XII. Bd. 1896. (Handelt von der Neuromerie.)

Neumayer, L., Histol. Untersuch. über den feineren Bau des Zentralnervensystems von Esox Lucius etc. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelg. Bd. 44. 1895.

— — Alte und neue Probleme auf dem Gebiete der Entwickelung des Zentralnervensystems. Sitz.-Ber. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. 1903. II. H. (Behandelt die Neuromerie, resp. Encephalomerie und die Nervenanlagen bei Anamnia und Amniota.)

Oellacher, J., Beitr. z. Entwickelung der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII.

Osborn, H. F., The origin of the Corpus callosum etc. Part. I. u. II. Morphol. Jahrb. Bd. XII. 1888.

Parker, T. Jeffery, Notes from the Otago University Museum. On the Nomenclature of the brain and its Cavities. Nature. Vol. XXXV. Nr. 896. 1886.

— — Notes on Carcharodon rondelettii. Proceed. of the Zool. Society of London 1887. (Enthält auch Notizen über das Skelett, den Darm und die Geschlechtsorgane.)

Digitized by Google

Pedaschenko, D., Zur Entwickelung des Mittelhirns der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 59. 1901.
Platt, J., A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Journ. of Morphology. Vol. V. Nr. 1. 1891.
Rabl-Rückhard, H., Die gegenseitigen Verhältnisse der Chorda. Hypophysis etc. bei Haifischembryonen, nebst Bemerkungen über die Deutung der einzelnen Teile des Fischgehirns. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.
— — Zur Deckung und Entwickelung des Gehirns der Knochenfische. Arch. f. Anat. u. Phys. 1882.
— — Entwickelung des Knochenfischgehirns (Entw. der Zirbel). Sitz. v. 18. April 1882 der Ges. f. naturf. Freunde in Berlin.
— — Weiteres zur Deutung des Gehirns der Knochenfische. Biolog. Zentralbl. III. Bd. 1883. Nr. 1.
— — Das Grosshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Arch. für Anat. und Physiol. 1883.
— — Das Gehirn der Knochenfische. Vortrag, gehalten in der Gesellsch. für Heilkunde zu Berlin am 20. Juni 1884. Später publ. in der deutschen mediz. Wochenschrift Nr. 33 ff. 1884. Berlin.
— — Zur onto- und phylogenetischen Entwickelung des Torus longitudinalis im Mittelhirn der Knochenfische. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887.
— — Der Lobus olfactorius impar der Selachier. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893.
— — Das Vorderhirn der Cranioten. Eine Antwort an Herrn F. K. Studnička. Anat. Anz. IX. Bd. 1894.
Rathke, H., Über die Entstehung der Glandula pituitaria. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1838.
Reichenheim, M., Beitr. zur Kenntnis des elektrischen Centralorganes von Torpedo. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873.
Reissner, E., Beitr. zur Kenntnis vom Bau des Rückenmarkes von Petromyzon fluviatilis. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860.
Rossi, U., Sopra i lobi laterali della Ipofisi. Parte Ia. — Pesci (Selaci). Arch. Ital. di Anat. e di Embriol. Vol. I. Fasc. 2. 1902.
Sagemehl, M., Beitr. zur vergl. Anatomie der Fische (Hirnhäute der Knochenfische). Morph. Jahrb. Bd. XI. 1883.
Sargent, P. E., The Torus longitudinalis of the Teleost Brain: its Ontogeny, Morphology, Phylogeny and Function. Mark Anniversary Volume, Article XX. 1903.
— — The optic reflex apparatus of vertebrates for short-circuit Transmission of motor reflexes trough Reissner's Fibre; its morphology, ontogeny, phylogeny and function. Part. I. The fish-like vertebrates. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard College. Vol. XLV. Nr. 3. 1904.
Scott, W. B., Beitr. z. Entwickelungsgeschichte der Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.
Schaper, A., Die morphol. und histol. Entwickelung des Kleinhirns der Teleostier. Anat. Anz. VIII. u. IX. Bd. 1894.
— — Die morphol. u. histol. Entwickelung des Kleinhirns der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XXI. 1894.
— — Die frühesten Differenzierungsvorgänge im Centralnervensystem. Kritische Studie und Versuch einer Geschichte der Entwickelung nervöser Substanz. Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen. V. Bd. I. Heft. 1897.
— — The finer Structure of the Selachian Cerebellum (Mustelus vulgaris). Journ. Comp. Neurol. Vol. VIII. Nr. 1. 1898.
— — Zur Morphologie des Kleinhirns. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. XIII. Versammlg. Tübingen 1899. (Die Arbeit erstreckt sich auch auf andere Wirbeltierklassen.)
Sedgwick, A., On the Inadequacy of the Cell Theory and on the Early Development of Nerves, particularly of the Third Nerve and of the Sympathetic in Elasmobranchii. Studies from the Morphol. Laboratory in the University of Cambridge. Vol. VI. 1896.
Serres, Anatomie comparée du cerveau dans les quatres classes des animaux vertébrés. T. I et II. Paris 1821—1826.
Shipley, A., On some points in the development of Petromyzon fluviatilis. Quart. Journ. of microscop. Science. Vol. XXVII. 1887.
Stannius, H., Über den Bau des Gehirns des Störs. Arch. f. Anat. und Physiol. 1835.
— — Zootomie der Fische. Berlin 1846.
Steiner, J., Die Funktionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. II. Abt. Die Fische. Braunschweig 1888. III. Abt. Die wirbellosen Tiere, 1898.
Sterzi, G., Le meningi spinali dei Pesci. Monit. zool. Italiano. Anno X. Nr. 2. 1899.

Digitized by Google

Sterzi, G., Ricerche intorno alla anatomia comparata ed all' ontogenesi delle meningi. Considerazioni sulla filogenesi. P. I. Meningi midollari. Atti del R. Istit. Veneto di Scienze, Lettere ed Arti. Anno accadem. 1900—1901. T. LX. P. II. 1901. Als „Résumé" auch in französischer Sprache publ. in Arch. ital. de Biologie, t. 37, fasc. II. 1902.
— — Morfologia e sviluppo della Regione infundibolare e dell Ipofisi nei Petromizonti. Arch. Ital. di Anat. e di Embryol. Vol. III. 1904.
— — Intorno alla struttura dell' ipofisi nei Vertebrati. Atti dell' Accad. scient. veneto-trentino-istriana. Vol. I. 1904. (Umfasst alle Hauptgruppen der Wirbeltiere.)
Stieda, L., Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XVIII.
— — Über die Deutung der einzelnen Teile des Fischgehirns. Ebendas. Bd. XXIII.
— — Über den Bau des Rückenmarkes der Rochen und der Haie. Ebendas. Bd. XXIII.
— — Geschichte der Entwickelung der Lehre von den Nervenzellen und Nervenfasern während des 19. Jahrhunderts. I. Teil: Von Sömmering bis Deiters. Festschr. z. 70. Geburtstag von Carl v. Kupffer. Jena 1899.
Strasser, H., Über die Hüllen des Gehirns und Rückenmarks. Ihre Funktionen und ihre Entwickelung. Comptes rendus de l'association des anatomistes, 3. session, Lyon 1901.
Studnička, F. K., Beitr. z. Anat. u. Entwickelungsgeschichte der Vorderhirn der Cranioten. I. Abt. Sitz.-Ber. d. K. Böhm. Gesellsch. d. Wissensch. Math.-naturw. Kl. 1895. (Handelt auch von Dipnoërn und Amphibien.) Vergl. auch Anat. Anz. XIV. Bd. 1898.
— — Über die terminale Partie des Rückenmarkes. Sitz.-Ber. d. K. Böhm. Gesellsch. der Wissensch. Math.-naturw. Kl. 1895.
— — Ein Beitrag zur vergl. Histologie und Histogenese des Rückenmarkes. Ebendaselbst.
— — Untersuch. über den Bau des Ependyms der nervösen Centralorgane. Anat. Hefte. XLVIII. H. (XV. Bd. H. II). 1900.
— — Über die erste Anlage der Grosshirnhemisphären am Wirbeltiergehirne. Sitz.-Ber. K. Böhm. Gesellsch. d. Wissensch. in Prag. 1901. (Behandelt die Frage nach der paarigen, bezw. unpaaren Anlage der Grosshirn-Hemisphären in der Vertebratenreihe überhaupt.)
Waldschmid, J., Beitr. z. Anatomie des Centralnervensystems und des Geruchsorganes von Polypterus bichir. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887.
van Wijhe, J. W., Über den vorderen Neuroporus und die phylogenetische Funktion des Canalis neurentericus der Wirbeltiere. Zool. Anz. VII. Nr. 183, 1884.
Ziegler, E., Die embryonale Entwickelung von Salmo salar. Inaug.-Dissert. Freib. i. B. 1882.

2. Dipnoër.

Beauregard, H., Encéphale et nerfs craniens de Ceratodus Forsteri. Robin et Ponchet, Journ. de l'anat. et de la physiol. Paris 1881.
Bing, R., und Burckhard, R., Das Centralnervensystem von Ceratodus Forsteri. Anat. Anz. Bd. 25. 1904.
Burckhardt, R., Das Centralnervensystem von Protopterus annectens. Eine vergl. anatom. Studie. Berlin 1892.
Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Mitteil. der Zool. Station zu Neapel, Bd. III.
Fulliquet, G., Recherches sur le cerveau du Protopterus annectens. Dissertat., Genève 1886.
Sanders, A., Contrib. to the Anatomy of the Central Nervous System in Ceratodus Forsteri. Annal. and Magazine of Natural History. Series VI. Vol. III, No. 15. 1889.
Serres, Rech. sur quelques points de l'organisation du Lepidosiren annectens, description du cerveau. Compt. rend. de l'Académie des sciences de Paris. T. LVII. 1863.
Wiedersheim, R., Das Skelett und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morph. Studien, Heft I. Jena 1880.

3. Amphibien.

Burckhardt, R., Untersuch. am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschr. f. wiss. Zool. LII. 1891.
Edinger, L., Untersuchungen über die vergl. Anatomie des Gehirns. I. Das Vorderhirn.

Digitized by Google

Abhdl. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. XV. 1888. II. Das Zwischenhirn (Selachier und Amphibien). Bd. XVIII. 1892.
Vergl. auch die bei den Fischen aufgeführten „Vorlesungen" von L. Edinger.
Ecker, A., Icones physiologicae. Leipzig 1851—1859.
— — und Wiedersheim, R., Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882. III. Aufl. bearbeitet von E. Gaupp.
Fischer, J. G., Amphibiorum nudorum neurologia specimen primum. Berlin 1843. (Müll. Arch. 1844.)
Fish, P. A., The central nervous System of Desmognathus fusca. Journ. of Morphol. Vol. V. 1895.
Froriep, Zur Frage der sogen. Neuromerie. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 1892.
Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
Hoffmann, C. K. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abt. Amphibien.
Johnston, J. B., Das Gehirn und die Kranialnerven der Anamnier (Deutsche Übersetzung von K. W. Genthe). Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. XI. Bd. 1901. (Enthält ein umfass. Literaturverzeichnis.)
Kingsbury, B. F., On the Brain of Necturus maculatus. Journ. Comparat. Neurol. Vol. V. 1895. (Enthält ein grosses Literaturverzeichnis.)
Kingsley, J. S., and Thying, F. W., The Hypophysis in Amblystoma. Tufts College Studies. No. 8. 1904.
Köppen, M., Zur Anatomie des Froschgehirns. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1888.
Kupffer, C., Über primäre Metamerie des Neuralrohres der Vertebraten. K. bayer. Akad. d. Wiss. Sitz.-Ber. vom 5. Dez. 1885.
Mc. Clure, The segmentation of the primitive vertebrate brain. Journ. of Morphology. 1890.
O'Neil, H. M., Hirn- und Rückenmarkshüllen bei Amphibien. Morphol. Arb. VIII. Bd. 1898.
Osborn, H., Preliminary notes upon the brain of Menopoma. Proceed. of the Acad. of nat. scienc. of Philadelphia. October 1884.
— — Observations upon the presence of the corpus callosum in the brains of Amphibians and Reptiles. Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886.
— — An contribution to the internal Structure of the Amphibian Brain. Journ. of Morphology. Vol. II. 1888.
— — Note upon the cerebral commissures in the lower Vertebrata and a probable fornix rudiment in the brain of Tropidonotus.
Phelps Gage, S., The brain of Diemyctylus viridescens from larval to adult life. The Wilder Quarter-Century Book Ithaka N. Y. 1893.
Platt, J., Ontogenetische Differenzierung des Ektoderms bei Necturus. Arch f. mikr. Anat. 43. Bd. 1894.
Rossi, U., Sullo sviluppo della Ipofisi e sui primitivi rapporti della corda dorsale e dell'intestino. Arch. italian. di Anat e di Embr. Vol. II. 1903.
Rubaschkin, W., Die Morphologie des Gehirns der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. u. Ent.-Gesch. 62 Bd. 1903.
Schaper, A., Experiment. Studien an Amphibienlarven. I. Mitteilg. Haben künstlich erzeugte Defekte des Centralnervensystems oder die vollständige Elimination desselben einen nachweisbaren Einfluss auf die Entwicklung des Gesamtorganismus junger Froschlarven? Arch. f. Entw.-Mechanik der Organismen. VI. Bd. 2. H. 1898.
Squire, C. A., The Brain of Necturus maculatus. Bull. Univers. Wisconsin No. 33. Science Series, Vol. 2. No. 3.
Sterzi, G. N., Die Rückenmarkshüllen der schwanzlosen Amphibien. Beitr. zur Phylogenese der Rückenmarkshüllen. Anat. Anz. XVI. Bd. 1899.
Stieda, L., Über den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV.
Waldschmidt, J., Zur Anat. des Nervensystems der Gymnophionen. Jenaische Zeitschr. Bd. XX. 1886.
Wlassak, R., Das Kleinhirn des Frosches. (Histologische Struktur, Faserverlauf.) Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1888.
Wiedersheim, R., Zur Anat. des Amblystoma Weismanni. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. B. XXXII.
Zimmermann, Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verhandl. d. anat. Gesellschaft. 1891.

Digitized by Google

4. Reptilien.

Bojanus, Anat. testudinis europaeae. Vilnae 1819—21.
Carus, J. G., Darstellung des Nervensystems und Gehirns. Leipzig 1818.
Edinger, L., Untersuchungen über die vergl. Anat. des Gehirns. 3. Neue Studien über das Vorderhin der Reptilien. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch. Bd. XIX. 1896. 4. Studien über das Zwischenhirn der Reptilien. Ebendas. Bd. XX. 1899.
— — Vorlesungen etc. (vergl. das Literat.-Verz. über die Fische; vergl. auch den Anat. Anz. VIII. Jahrgang 1893, woselbst sich Notizen über das erste Rindengrau [Ammonsrindenformation] finden).
Gaupp, E., Über die Anlage der Hypophyse bei Sauriern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42.
Haller, B., Vom Bau des Wirbeltiergehirns. II. T. Emys. Morph. Jahrb. XXVIII. Bd. 1900.
Herrick, C. L., Notes on the Brain of the Alligator. Journ. of the Cincinnati Soc. of Natural Hist., Vol. XII. (Vergl. auch die Arbeiten dieses Autors über das Reptil- und Fischhirn im Journ. of Comparative Neurology, Vol. I, sowie im Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891 und VII. Jahrg. 1892.)
Hoffmann, C. H., Weitere Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1885.
Köppen, M., Beitr. zur vergl. Anat. des Centralnervensystems der Wirbeltiere. Zur Anat. des Eidechsengehirns. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. I. Bd. 3. Heft.
Levi, G., Sull' origine filogenetica della formazione ammonica. Arch. Ital. di Anat. e di Embriol. Vol. III. 1904.
Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
Orr, A contribution to the Embryology of the Lizard. Journ. of Morphol. Vol. I. 1887.
Osawa, G., Vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit.
Owen, R., On the Anat. of Vertebrates. Vol. I. Fishes and Reptiles. London 1866. (Enthält neben vielen anderen wertvollen Notizen über das Gehirn der Vertebraten im allgem. eine genaue Beschreibung des Schildkrötengehirns.)
Rabl-Rückhard, H., Das Centralnervensystem des Alligators. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.
— — Über das Vorkommen eines Fornixrudiments bei Reptilien (Psammosaurus terrestris). Vorl. Mitt. Zool. Anz Nr. 84. 1881.
— — Einiges über das Gehirn der Riesenschlange. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII. 1894.
Retzius, G., Biolog. Untersuchungen. Neue Folge VIII. 1898. (Enthält Beiträge zur Entwickelung des Rückenmarks der Ophidier und von Anguis fragilis.)
Salvi, G., Sopra la regione ipofisaria e le cavità premandibolari di alcuni sauri. Studi Sassaresi. Anno I. Sez. II. Fasc II. 1901.
— — L' origine ed il significato delle fossette laterali dell' ipofisi e delle cavità premandibolari negli embrioni di alcuni Sauri. Arch. ital. di Anat. e di Embriol. Vol. I. Fase. 2. 1902.
Staderini, R, Sopra l' esistenza dei lobi laterali dell' ipofisi e sopra alcune particolarità anatomische della regione ipofisaria nel Gongylus ocellatus adulto. Arch. Ital. di Anat. e di Embriol. Vol. IV. 1905.
Stannius, H., Handbuch der Anat. der Wirbeltiere. II. T.
Steiner, J., Über das Centralnervensystem der grünen Eidechse, nebst weiteren Untersuchungen über das des Haifisches. Sitz.-Ber. der K. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. Bd. XXXII, 1886.
Sterzi, A. J., J Gruppi cellulari periferici della midolla spinale dei rettili. Alli Soc. Tosc. Scienze Nat. Mem. Vol. XX. 1904.
Straderini, R., So sviluppo dei lobi dell' ipofisi nel Gongylus occellatus. Arch. italian. di Anat. e di Embr. Vol. II. 1903.
Strahl, H., Über die Entwickelung des Canalis myeloentericus etc. Arch. für Anat. und Physiol. 1881. Vergl. auch das Lit.-Verz. des Urogenitalsystems.
Stieda, L., Über den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXV.
Unger, L., Unters. über die Morphologie und Faserung des Reptiliengehirns. Sitz.-Ber. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. CXIII. Abt. III. 1904.

5. Vögel.

Brandis, F., Unters. über das Gehirn der Vögel (behandelt den Faserverlauf im Übergangsgebiet vom Rückenmark zur Medulla obl.). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41, 42, 43, 44. 1893/95.

Digitized by Google

Braun, M., Aus der Entwickelung des Wellenpapageies. Verhdl. der Phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. XV, IV.
— — Entw.-Vorgänge am Schwanzende bei einigen Säugetieren etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882.
Bumm, A., Das Grosshirn der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.
Edinger, L., Vorlesungen (vergl. das Literaturverzeichnis der Fische.)
Edinger, L., und Wallenberg, A., Untersuchungen über das Gehirn der Taube. Anat. Anz. XV. Bd. 1899.
Edinger, L., Unters. über die vergl. Anat. d. Gehirns. 5. Unters. über das Vorderhirn der Vögel. Abhdl. Senckenberg. Naturf.-Gesellsch. Bd. XX. H. IV. 1903.
Imhof, G., Anatomie u. Entw.-Gesch. des Lumbalmarkes bei den Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 65. 1905.
Koelliker, A., Über die oberflächlichen Nebenkerne im Marke der Vögel und Reptilien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. LXXII. 1902.
Locy, A., Accessory Optic Vesicles in the Chick Embryo. Anat. Anz. XIV. Bd. 1897.
Ris, F., Über den Bau des Lobus opticus der Vögel. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LIII. Bd. 1898.
Stieda, L., Studien über das centrale Nervensystem der Vögel u. Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIX.
Im Übrigen vergl. die verschiedenen mit der Entwickelungsgeschichte der Vögel sich befassenden Lehr- und Handbücher von Koelliker, Forster und Balfour etc.
Eine vorzügliche Schilderung hat das Nervensystem der Vögel von Gadow (vergl. das Bronn'sche Sammelwerk) erfahren.
Streeter, G. L., The Structure of the spinal cord of the Ostrich. Americ. Journ. of Anat. Vol. III. Nr. 1. 1903.

6. Säugetiere.

Bechterew, W., Die Leitungsbahnen im Gehirn u. Rückenmark. II. Aufl. Leipzig 1898.
— — Bewusstsein u. Hirnlokalisation. Leipzig 1898.
Bertelli, D., Il solco intermediario anteriore del midollo spinale umano. Atti della Società Toscana di Scienze naturali residente in Pisa. Memorie, Vol. XI. 1890.
Benham Blaxland, W., A Description of the Cerebral Convolutions of the Chimpanzee Known as „Sally"; with Notes on the Convolutions of others Chimpanzees and of two Orangs. Quart Journ. Microscop. Science. Vol. 37. N. S. 1894.
Bischoff, Th., Die Grosshirnwindungen des Menschen. München 1868. Vergl. auch dessen Schriften über das Schimpansen-, Orang-Outan- und Gorillagehirn in den Sitz.-Ber. der Münchener Akad. vom Jahre 1874, 1876 und 1877.
Bolk, L., Beitr. z. Affenanatomie. II. Über das Gehirn von Orang-Outan. Peter Camper Jaarg. I. 1901. IV. Das Kleingehirn der Neuweltaffen. Morphol. Jahrb. 31. Bd. 1902.
— — Das Cerebellum der Säugetiere. Eine vergl. anat. Untersuchung. „Petrus Camper", Bd. III. Afl. 1. 1904.
— — Hauptzüge der vergl. Anat. des Cerebellum d. Säugetiere, mit besonderer Berücksichtigung des menschl. Kleinhirnes. Monatsschr. f. Psychiatrie und Neurologie. 1902.
Bradley, Ch., On the Development and Homology of the Mammalian Cerebellar Fissures. Journ. Anat. and Physiol. Vol. XXXVII u. XXXVIII.
— — The Mammalian Cerebellum; its lobes and fissures. Ebendaselbst. Vol. XXXIX.
Broca, P., Étude sur le cerveau du Gorille. Revue d'anthropologie 1878.
— — Anatomie comparée des circonvolutions cérébrales Ebendas. 1878.
— — Rech. sur les centres olfactifs. Ebendas. 1879.
Chiarugi, G., Di un organo nervoso che va dalla regione del chiasma all' ectoderma in embrioni di mammifero. Monitore zoologico italiano. VI. Anno. Nr. 7. 1895.
Cunningham, D. J., Contrib. to the Surface Anatomy of the cerebral Hemispheres, with a chapter upon cranio-cerebral Topography by Victor Horsley R. Irish Academy. Cunningham Memoirs No. VII. 1892.
Cutore, C., Ricerche anatomo-comparative sullo sviluppo, sul l' istogenesi e sui caratteri definitivi dell estremo caudale del midollo spinale. Arch. Ital. Anat. Embr. Vol. IV. 1905. (Behandelt Mensch, Katze und Frosch.)
Dejerine, J., Anatomie des Centres nerveux. Paris, 1895.
Dennstedt, A., Die Sinus durae matris. Anat. Hefte. H. 75. 1904.
Dexter, F., A Contribution to the Morphology of the Medulla oblongata of the Rabbit. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtl. 1896.
— — Beitr. z. Kenntnis des feineren Baues des Centralnervensystems der Ungulaten. Morph. Jahrb. Bd. 32. 1904. (Es handelt sich im wesentl. um das Pferd.)

Digitized by Google

Dorello, P., Sopra lo sviluppo del solchi e delle circonvoluzioni nel cervello del maiale Ric. Lab. Anat. Roma e altri Lab. Biolog. Vol. VIII. 1903.
— — Osserv. macroscop. e microscop. sullo sviluppo del Corpo calloso e dell' arco marginale nel Sus scrofa. Ebendaselbst. Vol. IX. 1903.
Dursy, E., Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen 1869. Mit Atlas.
Eberstaller, O., Das Stirnhirn. Ein Beitrag zur Anatomie der Oberfläche des Grosshirns. Wien und Leipzig. 1890.
Ecker, A., Zur Entwickelungsgeschichte der Furchen und Windungen der Grosshirnhemisphären im Fetus des Menschen. Arch. f. Anthrop. Bd. III.
— — Die Hirnwindungen des Menschen. Braunschw. 1869. II. Aufl. 1885.
Edinger, L., Vorlesungen (vergl. das Literaturverzeichnis über die Fische.)
von Familiant, Beiträge zur Vergleichung der Hirnfurchen bei den Carnivoren und den Primaten etc. Inaug.-Dissert. Bern 1885.
Figueiredo-Rodrigues, J. A., Das Rückenmark des Orang-Utan. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIX. 1901.
Fish, P. A., The Indusium of the Callosum. Journ. Comparat. Neurology. Vol. III. 1893.
Flesch, M., Über die Hypophyse einiger Säugetiere. Tageblatt der 58. Versammlung deutscher Naturforscher u. Ärzte in Strassburg 1885.
(Siehe auch über dasselbe Thema das Tageblatt der 57. Versammlung zu Magdeburg.)
Flechsig, P., Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Auf Grund entwickelungsgeschichtl. Unters. Leipzig 1876.
Gauser, S., Vergl. anat. Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1882.
Giacomini, C., Sul cervello di un Chimpansè. Atti della R. Accad. delle Scienze di Torino. Vol. XXIV. 1889.
Gierke, H., Die Stützsubstanz des Centralnervensystems. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV, 1885, u. Bd. XXVI, 1886.
Giese, E., Über die Bestandteile der weissen Substanz des menschl. Rückenmarks nach der entwickelungsgeschichtl. Methode. Aus dem anat.-physiol. Laboratorium an der psychiatr. u. Nervenklinik von Prof. W. v. Bechterew. Dissertation (Russisch.) St. Petersburg 1898.
— — Über die Bestandteile der weissen Substanz des menschl. Rückenmarks nach der entwickelungsgeschichtl. Methode.
Goldstein, K., Beitr. z. Entw. d. menschlichen Gehirnes. I. Die erste Entwickelung der grossen Hirnkommissuren und die „Verwachsung" von Thalamus und Striatum. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1903.
— — Unters. über das Vorderhirn u. Zwischenhirn einiger Knochenfische, nebst einigen Beiträgen über Mittelhirn und Kleinhirn derselben. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LXVI. 1905.
Golgi, C., Über den feineren Bau des Rückenmarkes. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890. Dieser Aufsatz enthält ein Literatur-Verzeichnis aller auf die feinere Anatomie des Centralnervensystems sich erstreckenden Arbeiten des Verfassers.
— — Untersuchungen über den feineren Bau des centralen u. peripheren Nervensystems. Aus dem Italienischen übersetzt von R. Teuscher. Mit Atlas. Jena 1894.
Grönberg, G., Die Ontogenie eines niederen Säugergehirns nach Untersuchungen an Erinaceus europaeus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. XV. Bd. 1—2 H. 1891.
Guldberg, G., Zur Morphologie der Insula Reilii. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887. (Weitere Arbeiten des Verfassers über dieses Thema stehen in Aussicht.)
Haller, B., Vom Bau des Wirbeltiergehirns. III. T. Mus. nebst Bemerkungen über das Hirn von Echidna. Morphol. Jahrb. Bd. XXVIII. 1900.
Hammer, E., Das Löwengehirn. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XIX. H. 7/9. 1902.
Henle, J., Handbuch der Nervenlehre des Menschen. 2. Aufl. Braunschweig 1879.
His, X., Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Abhandl. d. math. phys. Klasse der K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XIII. Nr. VI. Leipzig 1886.
— — Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Ebendas. Bd. XV. Leipzig 1888.
— — Zur Geschichte des Gehirns sowie der centralen und peripheren Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Ebendas. Bd. XIV. Nr. VII. Leipzig 1888.
— — Die Formentwickelung des menschl. Vorderhirns. Ebendas. Bd. XV. 1889.
— — Die Entwickelung des menschl. Rautenhirns etc. Ebendas. Bd. XVII. 1890.
— — Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Referat i. d. anat. Sektion

Digitized by Google

des internat. medizin. Kongresses zu Berlin. 1890. Siehe auch Arch. f. Anat. und Physiol. Suppl.-Bd. 1890.
His, W., Über das frontale Ende des Gehirnrohres. Arch. f. Anat. und Physiol. 1893.
— — Vorschläge zur Einteilung des Gehirns. Ebendaselbst.
— — Über die Vorstufen der Gehirn- und Kopfbildung bei Wirbeltieren. Sonderung und Charakteristik der Entwickel.-Stufen junger Selachierembryonen. Ebendaselbst. 1894.
— — Die Entwickelung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate. Leipzig 1904.
Hoche, A., Beitr. zur Anat. der Pyramidenbahn und der oberen Schleife, nebst Bemerkungen über die abnormen Bündel in Pons und Medulla oblongata. Arch. f. Psychiatrie. Bd. 39. H. 1. 1897. (Vergl. auch den Aufsatz desselben Autors im „Neurolog. Centralbl." Nr. 21. 1897.)
— — Vergl. Anatomisches über die Blutversorgung der Rückenmarksubstanz. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropologie. Bd. 1899.
Hochstetter, F., Beitr. z. Entw.-Gesch. des Gehirns. Bibliotheca medica. Abt. A. Anatomie. 1898.
Holl, M., Über die Insel des Carnivorengehirns. Arch. f. Anat. und Physiol. 1899.
— — Zur Morphologie der menschlichen Insel. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1902.
— — Über die äusseren Formverhältnisse der Insula Reili. Ebendaselbst 1903.
— — Über die Insel des Delphingehirns. Ebendaselbst. 1903.
Jelgersma, G., Über den Bau des Säugetiergehirns. Morphol. Jahrb. XV. Bd. 1889.
Koelliker, A., Der feinere Bau des verlängerten Markes. Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.
— — Die Medulla obl. u. die Vierhügelgegend von Ornithorhynchus u. Echidna. Leipzig 1901.
Kükenthal, W., Vergl. anat. und entwickelungsgeschichtl. Untersuchungen an Waltieren. [Kapitel III: Das Centralnervensystem der Cetaceen; gemeinsam mit Privatdozent Dr. med. Th. Ziehen.] Jena 1889. Enthält auch viele, namentlich die äusserliche Gestaltung (Windungstypus etc.) betreffende Angaben über das Gehirn der Ungulaten, Chelophoren, Pinnipedier und Carnivoren.
— — und Ziehen, Th., Untersuch. über die Grosshirnfurchen der Primaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 29. N. F. 22. (Vergl. auch Anat. Anz. XI. Bd. Nr. 15. pag. 470.)
Krueg, J., Über die Furchung der Grosshirnrinde der Ungulaten. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXI. 1879.
— — Über die Furchen auf der Grosshirnrinde der zonoplazentalen Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII. 1881.
Leche, W., Ein eigenartiges Säugetierhirn, nebst Bemerkungen über den Hirnbau der Insektivoren. Anat. Anz. XXVII. Bd. 1905.
Lenhossék, M. von, Über die Pyramidenbahn im Rückenmark einiger Säugetiere. Anat. Anz. IV. Jahrg. Nr. 7. 1889.
— — Zur Kenntnis der Neuroglia des menschlichen Rückenmarkes. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der V. Versammlung in München, vom 18.—20. Mai 1891.
— — Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen In: Fortschritte der Medizin. Bd. X. 1892.
— — Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden 1894.
Leuret et Gratiolet, Anatomie comparée du système nerveux. Paris 1839—1857.
Lothringer, S., Untersuchungen der Hypophyse einiger Säugetiere und des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII. 1886.
Luys, J., Recherches sur le système nerveux cérébrospinal. Paris 1865. Mit Atlas von 40 Tafeln.
— — Iconographie photographique des centres nerveux. Paris 1872.
Lugaro, E., Sulla Genesi delle Circonvoluzione cerebrali e cerebellari. Rivista di Patologia nervosa e mentale. Vol. II. fasc. 3. Marzo 1897.
Marchand, F., Über die Entwickel. des Balkens im menschl. Gehirn. Arch. f. mikr. Anat. 37. Bd. 1891. (Vergl. ebendaselbst auch den Artikel von L. Blumenau.)
— — Die Morphol. des Stirnlappens und der Insel der Anthropomorphen. Arbeiten aus d. pathol. Inst. z. Marburg. Bd. II. 1893.
Martin, R., Zur Entwickelung des Gehirnbalkens bei der Katze. Anat. Anz. IX. Bd. 1893.
Mihalcovics, V. von, Entwickelungsgeschichte des Gehirns. Nach Unters. an höheren Wirbeltieren und dem Menschen. Leipzig 1877.
Neumayer, L., Studien zur Entw.-Geschichte des Gehirn der Säugetiere. Festschrift z. 70. Geburtstag von C. v. Kupffer. 1899. (Vergl. auch Sitz.-Ber. der Gesellschaft f. Morphol. u. Physiol. in München. 1899. H. 1.)

Digitized by Google

Nusbaum, J., Einige neue Tatsachen z. Entwickelungsgeschichte der Hypophysis cerebri bei Säugetieren. Anat. Anz. XII. Bd. 1896.
Owen, R., Anatomy of vertebrates. Vol. I. London 1858.
Pansch, A., De sulcis et gyris in cerebris similarum et hominum. Kieler Habil.-Schrift. Eutin 1867.
— — Über die typische Anordnung der Furchen und Windungen auf den Grosshirnhemisphären des Menschen und der Affen. Arch. f. Anthropol. Bd. III.
— — Über gleichwertige Regionen am Grosshirn der Carnivoren und der Primaten. Mediz. Centralbl. 1875, Nr. 38.
— — Beitr. zur Morphol. des Grosshirns der Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879. (Canina, Felina, Ursina, Mustelina.)
Pfister, H., Das Hirngewicht im Kindesalter. Arch. f. Kinderheilkunde. XXIII. 1897.
— — Neue Beiträge zur Kenntnis des kindl. Hirngewichtes. — Teilwägungen kindl. Gehirne. Ebendaselbst XXXVIII.
— — Über das Gewicht des Gehirns und einzelner Hirnteile beim Säugling und älterem Kinde. Neurol. Centralbl. 1903. Nr. 12.
Quanjer, A. A., Zur Morphologie der Insula Reilii und ihre Beziehungen zu den Operculа beim Menschen. Petrus Camper, Dl. II. Afl. 1.
Ramon y Cajal, Neue Darstellung vom Bau des Centralnervensystems. Arch. f. Anat. und Physiol. (Anat. Abt.) 1893.
Rawitz, B., Das Centralnervensystem der Cetaceen. I. Das Rückenmark von Phocaena communis Cuv. und das Cervikalmark von Balaenoptera rostrata Fabr. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 62. 1903. (Vergl. auch den Nachtrag dazu im Anat. Anz. Bd. 23. 1903.)
Reichert, C. B., Der Bau des menschlichen Gehirns. Leipzig 1859 und 1861.
Retzius, G., Über ein dem Saccus vasculosus entsprech. Gebilde am Gehirn des Menschen u. der Säugetiere. Biol. Untersuchungen. N. F. VII. 1895.
— — Das Menschenhirn, Studien i. d. makroskop. Morphol. Stockholm 1896. Vergl. auch die Biolog. Untersuchung. Neue Folge VIII. 1898, IX. u. X. 1900 und 1902. (Enthält wertvolle Beiträge zur Kenntnis des Menschen- und Säugetiergehirns.)
Sabin, Florence R., Model of the Medulla. Pons and Midbrain of a newborn babe. Contrib. to the Science of Medicine etc. Vol. IX of the John Hopkins Hosp. Reports. 1900.
Salensky, Morphol. Studien an Tunicaten. I. Über das Nervensystem der Larven und Embryonen von Distaplia magnilarva. Morphol. Jahrb. XX. Bd. 1893.
Salvi, G., Sopra lo Sviluppo delle Meningi cerebrali. Atti Soc. Tos. Sc. Nat. Vol. XV, 1897.
— — L' Istogenesi e la Struttura delle Meningi. Atti Soc. Tosc. di Sc. Nat. resid. i. Pisa. Memoire, Vol. XVI. 1898.
— — Sopra il tentorium osseum di alcuni Mammiferi. Monit. Zool. Ital. Anno IX. N. 5. 1898.
Salzer, H., Zur Entwickelung der Hypophyse bei Säugern. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickelungsgeschichte. LI. Bd. 1897.
Schaper, A., Die frühesten Differenzierungsvorgänge im Centralnervensystem. Arch. f. Entw.-Mechanik d. Organismen. V. Bd. 1. H. 1897.
Schwalbe, G., Lehrbuch der Neurologie. Zugleich als zweite Abteilung des zweiten Bandes von Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1880.
— — Der Arachnoidalraum, ein Lymphraum und sein Zusammenhang mit dem Perichorioidalraum. Mediz. Centralbl. 1869. Nr. 30.
Smith, G. Elliot, The ralation of the Fornix to the Margin of the Cerebral Cortex. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXII. 1897.
— — Über die Beziehungen zwischen Innenform und Aussenform des Schädels. Deutsch. Arch. f. klin. Medizin. Bd. 73. 1902.
— — Über das Gehirnrelief des Schädels bei Säugetieren. Compt. rend. de l'Association des Anatomistes. Ve Session. Liège 1903. Vergl. auch Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. VII. 1904.
— — Further Observations on the Anatomy of the Brain in the Monotremata. Ebendaselbst. Vol. XXXIII. 1898.
— — Further Observations on the Natural Mode ob Subdivision of the Mammalian Cerebellum. Anat. Anz. XXIII. Bd 1903.
— — Zuckerkandl and the Phylogeny of the Corpus callosum. Ebendaselbst.
— — The so-called „Affenspalte" in the Human (Egyptian) Brain. Anat. Anz. XXIV. Bd. 1904.
— — The Morphology of the Occipital Region of the Cerebral Hemisphere in Man and the Apes. Anat. Anz. XXIV. Bd. 1904.

Digitized by Google

Smith, G. Elliot, Studies in the Morphology of the Human Brain with Special Reference to that of the Egyptians. No. 1. The Occipital Region. Records of the Egyptian Governement School of Medicine. Cairo 1904.
Sperino, G., Contrib. allo Studio del cervello del Gibbone. Giornale della R. Accad. di Medicina di Torino. 1898. No. 12.
Sterzi, G., Sviluppo delle meningi midollari dei mammiferi e loro continuazione con le guaine dei nervi. Arch. ital. di Anat. e di Embriol. Vol. I. 1902.
— — Intorno alla divisione della dura madre dall' endocranio. Monit. Zool. Ital. Anno XIII. No. 1. 1902.
Symington, J., The cerebral commissures in the Marsupialia and Monotremata. Journ. of Anat. and Physiol. Bd. XXVII. 1892.
Tiedemann, Fr., Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Fetus des Menschen Nürnberg 1816.
Vergl. auch die Lehr- und Handbücher über Entwickelungsgeschichte im allgemeinen von Koelliker, His, Foster und Balfour, Häckel, Rathke etc.
Turner, W., The Convolutions of the brain etc. Journ. of Anat. and Physiol. October 1890. (Enthält eine grosse Zahl von Abbildungen der Gehirnwindungen von Vertretern aller Hauptgruppen der Säugetiere.)
Waldeyer, W., Das Gorilla-Rückenmark. Abhandl. d. K. Preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin 1888.
— — Das Gibbonhirn. Festschr. R. Virchow gewidmet. 1891. („Internat. Beitr. zur wissensch. Medizin", Bd. I.)
Weber, A., Observ. sur les première phases du développement de l'hypophyse chez les cheiroptères. Bibliogr. anat. fasc. 3. 1898.
Weber, M., Vorstudien über das Hirngewicht der Säugetiere. Festschr. f. C. Gegenbaur. 1896. (Vergl. Studien über Säugetiere. II. Teil. Jena 1899. Handelt über das Elephantenhirn).
Zander, R., Die moderne Histologie des Nervensystems. Die Heilkunde, Monatsschr. f. prakt. Medizin, herausgeg. v. d. Weiss, Wien 1898.
Zander, W., Beitr. z. Morphol. der Dura mater und zur Knochenentwickelung. Festschr. z. 70. Geburtstag von Carl von Kupffer. Jena 1899.
Ziehen, Th., Zur vergl. Anatomie der Hirnwindungen mit spez. Berücksichtigung der Gehirne von Ursus maritimus und Trichechus rosmarus. Anat. Anz. V. Jahrg. Nr. 24. 1890.
— — Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. I. T. Makrosk. Anat. Aus: A. R. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien u. d. Malayischen Archipel. Jena 1897.
— — Die Grosshirnfunktion des Hylobates- u. Semnopithecusgehirns. Ebendaselbst. IX. Bd. Nr. 15. 1896.
— — Über den Bau des Gehirns bei den Halbaffen und bei Galeopithecus. Anat. Anz. Bd. XXII. 1903.
Zuckerkandl, E., Über das Riechcentrum. Eine vergleichend-anatomische Studie. Stuttgart 1887.
— — Über den Fornix der Beutler. Verhandl. des Physiol. Klubs zu Wien. Heft 18 (1898) und 26 (1899). (Vergl. auch Zuckerkandl's Monogr. über Chiromys madago.).
— — Über die Kollateralfurche. Arb. a. d. Neurol. Inst. (Inst. f. Anat. u. Physiol. des Centralnervensystems) a. d. Wiener Universität. XI. Bd. 1904.
— — Die Riechstrahlung. Ebendaselbst.
— — Zur Morphol. des Affengehirns. Zeitschr. f. Morpholog. u. Anthropolog. Bd. VII. 1904.

b) Glandula pinealis cerebri (Parietalorgan und Stirnorgan).

Ahlborn, F., Über die Bedeutung der Zirbeldrüse. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XL. 1884.
Beard, J., The parietal Eye in Fishes. Nature, Vol. 36. Nr. 924. Juli 1887.
— — Morphol. Studies Nr. 1. The Parietal Eye of the Cyclostome Fishes. Quart. Journ. of Microsc. Science. July 1888.
Béraneck, E., Über das Parietalauge der Reptilien. Jenaische Zeitschr. 1887.
— — Sur le nerf pariétal et la morphologie du troisième oeil des Vertébrés. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.
— — L'individualité de l'oeil pariétal. Ebendaselbst. VIII. Jahrg. 1893.
— — Contrib. à l'embryogénie de la glande pinéale des Amphibiens. Revue Suisse de Zoologie et Annal. du Musée d'hist. nat. de Genève. T. I. 1893.

Digitized by Google

Carrière, J., Neuere Untersuchungen über das Parietalorgan. Biol. Centralbl. IX. Bd. Nr. 5. 1889. (Kritische Übersicht.)
Cattie, J., Über die Epiphyse der Fische. Arch. de Biol. Vol. III. 1882.
Dendy, A., On the Development of the Parietal Eye and Adjacent Organs in Sphenodon (Hatteria). Quart. Journ. Microscop. Science. Vol. 42. IV. S. p. 2. 1899.
Dexter, F., The Development of the Paraphysis in the Common Fowl. Americ. Journ. of Anat. Vol. II. Nr. 1. 1902.
Duval et Kalt, Des yeux pinéaux multiples chez l'Orvet. Soc. de Biol. 1889. Nr. 6.
Ehlers, E., Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXX.
Eycleshymer, Paraphysis und Epiphysis in Amblystoma. Anatom. Anz. VII. Jahrg. 1892.
Favaro, G., Le fibre nervose prepineali e pineali nell' encefalo dei Mammiferi. Arch. Anat. e di Embr. Vol. III. Fasc. 3. 1904.
Flesch, M., Über die Deutung der Zirbel bei den Säugetieren. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888.
Francotte, Rech. sur le développement de l'éphyse. Arch. de Biol. 1888.
Gaupp, E., Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. Ergebnisse der Anatomie u. Entw.-Gesch. VII. Bd. 1897.
Gierse, A., Vergl. die beim Fischgehirn aufgeführte Arbeit.
Graaf, H. de, Bydrage tot te Kenntnis van den Bouw en de Ontwikkeling der Epiphyse bei Amphibiën en Reptiliën (Proefschrift). Leiden 1886.
— — Zur Anatomie und Entwickelung der Epiphyse bei Amphibien und Reptilien. Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886.
Grieb, A., Contribuzione allo studio dell' organo parietale del Podarcis muralis (Sunto). Monitore zool. ital. Anno XII. Nr. 8. 1901.
Hanitsch, R., On the Pineal Eye of the Young and Adult Anguis fragilis. Proc. Biol. Soc. Liverpool. Vol. III. 1889.
Hill, Ch., Development of the Epiphysis in Coregonus albus. Journ. of Morphol. Dezbr. 1891.
— — The Epiphysis of Teleosts and Amia. Ebendaselbst. Vol. IX. 1894.
Julin, Ch., De la signification morphol. de l'Épiphyse (Glande pinéale) des Vertébrés. Bull. scientif. du Nord; 2. Série. Xme année. Paris 1887. (Enthält eine Übersicht über das „Pinealauge" sämtlicher Klassen der Wirbeltiere.)
Kingsbury, B. F., The Encephalic Evagination in Ganoids. Journ. Comp. Neurol. Vol. VII. 1897.
Klinckowström, A. de, Le premier développement de l'œil pinéal, l'épiphyse et le nerf pariétal chez Iguana tuberculata. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893. (Vergl. auch Zool. Jahrb. Bd. VII. 1893.)
— — Die Zirbel und das Foramen parietale bei Callichthys (asper und littoralis). Ebendaselbst.
Leydig, F., Das Parietalorgan der Amphibien und Reptilien. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. XVI. 1890. Vergl. auch Biol. Centralbl. Bd. VIII. 1889.
— — Zirbel und Jacobson'sche Organe einiger Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. L. Bd. 1897.
Locy, W. A., The derivation of the pineal Eye. Anat. Anz. IX. Bd. Nr. 5, 6, 15. 1894. (Vergl. auch den Aufsatz im Journ. of Morphol. Vol. VIII.)
Owsiannikow, Ph., Über das dritte Auge von Petromyzon fluviatilis nebst einigen Bemerkungen über dasselbe Organ bei anderen Tieren. Mém. de l'Acad. impér. des Sciences de St. Pétersbourg. VI. Série. Tome XXXVI. Nr. IX. 1888.
Peytoureau, A., La glande pinéale et le troisième œil des Vertébrés. Paris 1887. (Enthält eine ausführliche historische Behandlung des Organes von Galen bis auf unsere Tage.)
Prenant, A., Sur l'œil pariétal accessoire. Anat. Anz. IX. Bd. 1893.
Retzius, G., Über den Bau des sog. Parietalauges von Ammocoetes. Biol. Untersuch. N. F. VII. 1895.
Ritter, W., The parietal eye in some lizards from the Western United States. Bull. Museum of comp. Zoöl. at Harvard College. Vol. XX. Nr. 8. 1891. (Enthält eine sehr ausführl. Literaturübersicht über das Pinealauge.)
— — On the Presence of a Parapineal Organ in Phrynosoma coronata. Anat. Anzeiger Bd. IX. 1894.
Schauinsland, H., Vergl. das Verzeichnis auf einzelne Tiergruppen etc. sich erstreckender Arbeiten.
Scott, W., The parietal Eye of the Cyclostome Fishes. Journ. of Morphology. Decbr. 1887.

Digitized by Google

Sedwigk Minot, Charles, On the Morphology of the Pineal Region, based upon its development in Acanthias. Americ. Journ. of Anat. Vol. I. Nr. 1. 1901.
Selenka, E., Das Stirnorgan der Wirbeltiere. Biol. Centralbl. Bd. X. 1890.
Sörensen, A. D., Comp. Study of the Epiphysis and Roof of the Diencephala. Journ. Comp. Neurology. Vol. IV. 1894. (Enthält auch ein ausführliches Verzeichnis der Epiphysen-Literatur.)
Studnička, F. Ch., Sur les organes pariétaux de Petromyzon Planeri. Travail du laboratoire de zoologie et d'anat. comparée, à l'université de Bohême de Prague. 1893. (Enthält auch u. a. einen Überblick über das Parietalorgan der Vertebraten im allgemeinen sowie über alle einschlägigen Literaturangaben.)
— — Zur Morphologie der Parietalorgane der Cranioten. Zool. Zentralbl. I. Jahrg. Nr. 7. 1894.
— — Zur Anatomie der sogen. Paraphyse des Wirbeltierhirns. Sitz.-Ber. d. K. Böhm. Ges. d. Wissensch., math.-naturw. Kl. Prag 1895.
— — Über den feineren Bau der Parietalorgane von Petromyzon marinus L. Ebendas. Prag 1899.
— — Zur Kenntnis der Parietalorgane und der sog. Paraphyse der niederen Wirbeltiere. Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der XIV. Versammlung zu Pavia, April 1900.
— — Die Parietalorgane (In Oppel's Lehrbuch der vergl. mikroskop. Anat. d. Wirbeltiere. 5. Teil. Jena 1904).
Spencer, W. Baldwin, The parietal Eye of Hatteria. »Nature«, N. 863. Vol. 34. London 1886.
— — Preliminary Communication of the Structure and Presence in Sphenodon and other Lizards of the Median Eye. Proceed. Royal Soc. Nr. 245. 1886.
— — On the Presence and Structure of the Pineal Eye in Lacertilia. Quart. Journ. of microscop. Science. New Series. Nr. CVI. Vol. XXVII. Part. II. 1886.
Strahl, H., und Martin, E., Die Entwickelung des Parietalauges bei Anguis fragilis und Lacerta vivipara. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1888.
Wiedersheim, R., Über das Parietalauge der Reptilien. Anat. Anz. 1886.

c) Peripheres Nervensystem [1]).

Adolphi, H., Über Variation der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien I. Morph. Jahrb. XXI. Bd. 1892.
— — Über das Wandern des Extremitätenplexus und des Sacrum bei Triton taeniatus. Morph. Jahrb. Bd. XXV. 1898.
Allis, Phelps E., The Cranial Muscles and Cranial and first Spinal Nerves in Amia Calva. Journ. of Morphol. Vol. XII, 3. 1897.
— — The lateral sensory canals, the Eye-Muscles, and the peripheral distribution of certain of the cranial nerves of Mustelus laevis. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 45, N. S. P. 2. 1902.
— — On certain features of the cranial anatomy of Bdellostoma dombeyi. Anat. Anz. XXIII. Bd. 1903.
— — The Skull, an the Cranial and First Spinal Muscles and Nerves in Scomber Scomber. Journ. of Morphol. Vol. XVIII. Nr. 1 und 2. 1903.
Anderson, A., Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der urodelen Amphibien. Zool. Jahrb. V. Bd. 1892.
Balfour, F. M., A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
Beard, J., The system of branchial Sense organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida. A contribution to the ancestral history of Vertebrates. Quart. Journal of Microscop. Science 1885.
— — The Ciliary or Motoroculi ganglion and the Ganglion of the ophthalmicus profundus in Sharks. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887.
— — The development of the Peripheral Nervous System in Vertebrates. Part I. Quart. Journ. of Microsc. Science. 1888. Vergl. Anat. Anzeiger III. Jahrg. Nr. 29 und 30. 1888.
Beck, W., Über den Austritt des N. hypoglossus und N. cervicalis primus aus dem Centralorgan beim Menschen und in der Reihe der Säugetiere unter besonderer Berücksichtigung der dorsalen Wurzeln. Anatom. Hefte, herausgeg. von Merkel und Bonnet, I. Abt. XVIII. H. (VI. Bd. 2. H.) 1895.

[1]) Hinsichtlich des Sympathikus vergl. auch die bei den Nebennieren aufgeführten Schriften von Kohn, Kose, Stilling.

Digitized by Google

Bemmelen, van, Die Halsgegend der Reptilien. Zool. Anz. X. Jahrg. 1887. (Handelt unter anderem über den Vagus mit seinen Rami laryngei; vergl. auch das grosse, in der Übersichtsliteratur „Reptilien" aufgeführte Werk desselben Autors.)
Béraneck, E., Rech. sur le développement des nerfs craniaux chez les Lézards. Recueil. zool. Suisse. T. I.
Bolk, L., Beitr. zur Neurologie der unteren Extremität der Primaten. Morph. Jahrb. Bd. XXV. 1897. (Vergl. auch die beim Beckengürtel aufgeführte Arbeit.)
— — Die Segmentaldifferenzierung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. Morphol. Jahrb. Bd. XXV—XXVIII. 1898/99.
— — Der Plexus cervico-brachialis der Primaten. Petrus Camper, Dl. I. Afl. 4. 1902.
Bowers, M. A., Peripheral Distribution of the Cranial Nerves of Spelerpes bilineatus. Proc. Americ. Acad. Arts and Scienc. Vol. XXXVI. No. 11. 1901.
Brandis, F., Vergl. die beim Gehirn erwähnte Arbeit dieses Autors.
Brauer, A., Beitr. z. Kenntnis der Entwickelung und Anatomie der Gymnophionen. IV. Die Entwickelung der beiden Trigeminus-Ganglien. Zool. Jahrb. Suppl. VII. (Weismanns Festschrift.) 1904.
Braus, H., Über die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoërn. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXXI. N. F. XXIV. 1898.
— — Beitr. z. Entw. d. Muskulatur u. d. periph. Nervensystems der Selachier. Morph. Jahrb. Bd. XXVI/XXVII. 1898/99.
— — Die Muskeln u. Nerven der Ceratodus-Flosse. Aus: Semon, Forschungsreisen. Bd. I. 1900.
— — Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. Jena 1904.
— — Demonstration überzähliger Extremitäten an einer lebenden, in Metamorphose begriffenen Unkenlarve. Protok. Naturhist.-Medizin. Verein Heidelberg. Sitzung 12. Juli 1904.
— — Experiment. Beiträge zur Frage nach der Entwickelung peripherer Nerven. Anat. Anz. Bd. XXVI. 1905.
Broek van den, A. J. P., On the sympathetic nervous system in Monotremes. Proc. R. Acad. Amsterdam. Vol. VIII. 1905.
Buri, R. O., Zur Anatomie des Flügels von Micropus melba und einigen anderen Coracorinthes etc. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXIII. N. F. XXVI. 1900.
Carlsson, A., Beitr. z. Kenntn. d. Anatomie d. Schwimmvögel. Abt. d. K. Schwed. Vet. Acad. Bd. III.
— — Untersuch. über Gliedmassenreste der Schlangen. Königl. Schwed. Acad. Bd. 11. Nr. 11.
Chevrel, O., Sur l'Anatomie du Système nerveux grand sympathique des Elasmobranches et des Poissons osseux. Poitiers 1889.
Chiarugi, G., Lo sviluppo dei Nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei Sauropsidi e nei Mammiferi. Atti della Società Toscana di Scienze Naturali residente in Pisa, Vol. X. 1889.
— — Osservazioni intorno alle prime fasi di sviluppo dei nervi encefalici dei Mammiferi e in particolare sulla formazione del nervo olfattivo. Monitore zoologico italiano, Firenze. Anno II. 1891.
— — Contrib. allo Studio dello Sviluppo dei Nervi encefalici nei Mammiferi in confronto con altri Vertebrati. Public. del R. Istit. di Studi super. pract. e di perfezionamento in Firenze 1894.
— — Contribuzioni allo studio dello Sviluppo dei Nervi encefalici nei Mammiferi in confronto con altri Vertebrati. IV. Sviluppo dei nervi Oculomotori e Trigimello. Public. del R. Istituto di Studi super. prat. e di perfezionamento in Firenze. Sezione di Medicina e Chirurgia. Firenze 1897.
Coggi, A., Ricerche su alcuni derivati dell' ectoderma nel capo dei Selaci. Ricerche Lab. Anat. Roma e altri Lab. Biologici. Vol. V. 1895.
Coghill, G. E., The Rami of the fifth Nerve in Amphibia. Brown. University. Contrib. from the Anatomical Laboratory. II. 1901. (Auch in Journ. of Comparative Neurology. Vol. XI. 1901.
Cole, F. J., On the Sensory and Ampullary Canals of Chimaera. Anat. Anz. XII. Bd. 1896.
— — On the Cranial Nerves of Chimaera monstrosa with a Discussion of the Lateral Line System and of the Morphology of the Chorda Tympani. Transact. Royal Soc. Edinburgh. Vol. XXXVIII. P. III. No. 19. 1896.
— — Observations on the Structure and Morphology of the Cranial Nerves and Lateral Sense Organs of Fishes; with special Reference to the Genus Gadus. Trans. Linn.

Digitized by Google

Soc. of London. 2. Ser. Zool. Vol. VII. Part. 5. 1898. (Vergl. auch hiermit die Entgegnung von Edward Phelps Allis jr. Anat. Anz. XV. Bd. 1899.)
Cole, F. J., Reflections on the Cranial Nerves and Sense Organs of Fishes. Trans. Liverpool Biol. Soc. Vol. XII. 1898.
— — The peripheral Distribution of the Cranial Nerves of Ammocoetes. Anat. Anz. Bd. XV. 1898. (Wesentlich polem. Inhalts, gegen Miss. A. Alcock gerichtet.)
— — On the Cranial Nerves and Sense Organs of Fishes. (A Repli to Mr. Allis.) Anat. Anz. XVI. Bd. 1899.
Cords, E., Beitr. z. Lehre vom Kopfnervensystem der Vögel. Anat. Hefte. H. 78. Bd. 26. 1904.
Cunéo, B., Nerfs craniens. In: Traité d'Anatomie Humaine publié par P. Poirier et A. Charpy. T. III. 1899.
von Davidoff, M., (Vergl. die beim Extremitätenskelett und bei der Myologie aufgeführten Arbeiten dieses Autors.)
Deyl, J., Zur vergl. Anatomie des Sehnerven. Bull. Interat. de l'Académie des Sciences de l'Empereur François Joseph I. Prag 1905.
Dixon, A. F., On the Development of Branches of the fifth Cranial Nerve in Man. Scient. Transact. of the R. Dublin Society. Ser. II. Vol. VI. 1896.
— — The Sensory distribution of the Facial Nerve in Man. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXIII. 1899.
Dogiel, A. S., Das periph. Nervensystem des Amphioxus. Anat. Hefte, I. Abt. LXVI. H. (XXI. Bd., H. 1) 1903.
Dohrn, A., Vergl. die Literatur des Centralnervensystems.
Drüner, L. (Vergl. das Literaturverzeichnis über die Muskulatur.)
Ecker, A., Icones physiologicae. Leipzig 1851—1859.
Ecker, A., und Wiedersheim, R., Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864 bis 1882. III. Aufl. bearbeitet von E. Gaupp.
Eisler, E., Der Plexus lumbosacralis des Menschen. Anhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. XVII. 1892.
d'Erchia, F., Contr. allo studio della Struttura e delle connessioni del ganglio ciliare. Monit. zool. ital. VI. Anno. No. 7. 1895.
Fischer, J. G., Die Gehirnnerven der Saurier. Hamburg 1852.
— — Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum. Berlin 1843. (Müll. Arch. 1844.)
— — Anatom. Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1854.
Fischer, J., Vergl. anat. u. histol. Untersuchungen über den Nervus sympathicus einiger Tiere, insbes. der Katze und der Ziege. Inaug.-Dissert. Zürich, 1905.
Freud, S., Über Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. Wiener Sitz.-Ber., Bd. 78, III. Abt., Juliheft 1878.
Froriep, A., Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Arch. f. Anat. und Phys. 1882.
— — Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. Arch. f. Anat. und Physiol. 1885, anatom. Abteilung.
— — Über das Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887.
Froriep, A, und Beck, W., Hypoglossuswurzeln mit Ganglion, in der Reihe der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. X. 1895.
Frohse, F., Die oberflächlichen Nerven des Kopfes. Berlin-Prag 1895.
Fürbringer, M. (Vergl. die bei der Myologie aufgeführten Schriften dieses Autors.)
— — Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.
— — Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. f. Carl Gegenbaur. 1896.
— — Morphologische Streitfragen. 1. Nervus trochlearis, 2. Rabl's Methode u. Behandlung der Extremitätenfrage. Morphol. Jahrb. Bd. XXX. 1/2. 1902.
— — Zur vergl. Anat. d. Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. V. Teil. Vögel. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XXXVI. Bd. N. F. XXIX. 1902.
Gadow, H. (Vergl. die bei der Myologie aufgführten Schriften dieses Autors.)
Gaskell, W. H., The structure, distribution and function of the nerves which innervate the visceral and vascular system. Journ. of Physiol. Vol. VII. 1886.
— — On the Relation between the Structure, Function and Distribution of the Cranial Nerves. Prelim. Commun. Proc. of the Royal Soc. Vol. 43. London 1888.
— — On the relation between the structure, function, distribution and origin of the

Digitized by Google

cranial nerves, together with a theory of the origin of the nervous system of vertebrata. Journ. of Physiol. Vol. X. No. 3.
Gegenbaur, C., Über die Kopfnerven von Hexanchus etc. Jenaische Zeitschr. Bd. VI.
— — Unters. z. vergl. Anatomie der Wirbeltiere. III. Heft. Das Kopfskelett der Selachier. Leipzig 1872.
Giglio-Tos, E., Sugli organi branchiali e laterali di senso nell' uomo. Monit. zool. ital. Anno XIII. No. 5. 1902. (Vergl. auch die auf die Entwickelung der gemischten Hirnnerven sich erstreckenden Arbeiten dieses Autors im Anat. Anz. XXI. Bd. 1902.
Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
Goronowitsh, N. (Vergl. die Literatur über das Fischgehirn).
— — Untersuch. über die Entwickelung der sog. „Ganglienleisten" im Kopfe der Vögelembryonen. Morphol. Jahrb. Bd. XX. 1893.
— — Der Trigemino-Facialis-Komplex von Lota vulgaris. Leipzig (Gegenbaur-Festschrift) 1897. gr. 4. 44 p. mit 2 Tafeln (1 koloriert).
Haller, B., Der Ursprung der Vagusgruppe bei den Teleostiern. Leipzig (Gegenbaur-Festschr.) 1897. gr. 4. 55 p. mit 4 Tafeln (2 koloriert) und 1 Holzschn.
— — Vergl. die beim Centralnervensystem aufgeführte Arbeit: Vom Bau des Wirbeltiergehirns etc.
Handrick, K. (Nervensystem von Argyropelecus hemigymnus). Vergl. die Literatur über das Gehirn.
Harrison, R. G., Über die Hystogenese des periph. Nervensystems bei Salmo salar. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickelungsgesch. LVII. Bd. 1901.
— — Neue Versuche und Beobachtungen über die Entwickelung der peripheren Nerven der Wirbeltiere. Sitz.-Ber. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn. 1904.
Hatschek. (Vgl. dessen beim Kopfskelett aufgeführte Arbeit über die Metamerie des Amphioxus etc.)
Herrick, C. J., The Cranial Nerves of the Bony Fishes. Journ. Comp. Neurol. Vol. VIII. No. 3. 1898. The cranial and first spinal Nerves of Menidia.
— — A Contribution upon the Nerve Components of the Bony Fishes. Arch. f. Neurol. and Psychopathology. Vol. II. 1899.
— — The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North-American Siluroid Fishes. Journ. Comp. Neurol. Vol XI. No. 3. 1901.
His, W. (junior), Über die Entwickelung des Sympathikus bei Wirbeltieren, mit besonderer Berücksichtigung der Herzganglien. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der VI. Versammlung in Wien 1892.
— — Über die Anfänge des peripheren Nervensystems. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879.
— — Die Entwickelung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Übersichtliche Darstellung. Eine kritische Studie. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1888.
Hoffman, C. K., Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anz. IX. Bd. 1894.
— — Beitr. zur Entwickelungsgeschichte der Selachii. Morpholog. Jahrb. Bd. XXVII. 1899.
— — Zur Entwickelungsgeschichte des Sympathikus. I. Die Entwickelungsgeschichte des Sympathikus bei den Selachiern (Acanthias vulgaris). Verhandl. d. K. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. II. Sectie. Deel VII. Nr. 4. 1900. (Enthält auch wertvolle Angaben über die Cerebrospinalnerven, die Urniere, das Supra- und Interrenalorgan.) II. Die Entwickelungsgeschichte des Sympathikus bei den Urodelen. Ebendaselbst. Deel VIII. Nr. 3. 1902. (Enthält gleichfalls viele Notizen über Hirnnerven und Nebenniere.)
Jacquet, M., Anat. comp. du Système nerveux sympathique cervical dans la série des Vertébrés. Arch. des Scienc. médic. Organe de l'Inst. d'Anat. et de Chir. etc. de Bucarest. No. 3—4. Mai-Juill. 1900. (Enthält ein ausführliches Literaturverzeichnis.
— — Recherches sur l'Anatomie et l'Histologie du Silurus glanis L. (Nerfs craniens). Bull. Soc. des Sciences de Bucarest-Roumanie. An. X. Sept.-Oct. No. 5. 1901.
Ihering, H. von, Das periphere Nervensystem der Wirbeltiere etc. Leipzig 1878.
Johnson, A., and Sheldon, L., On the development of the Cranial Nerves in the Newt. Proc. Roy. Soc. London 1886.
Johnston, J. B., Hind Brain and Cranial Nerves of Acipenser. Anat. Anz. XIV. Bd. 1898.
— — The Morphology of the Vertebrate Head from the new point of the functional Divisions of the Nervous System. Journ. Comp. Neurol. a. Psychol. Vol. XV. 1905.
Juge, Recherches sur les Nerfs craniaux et la Musculature céphalique du Silurus glanis Revue Suisse de Zool. T. VI. 1898.

Digitized by Google

Julin, Ch., Le système nerveux grand sympathique de l'Ammocoetes (Petromyzon Plan.). Anat. Anz. II. Jahrg. 1887.
— — De la valeur morphologique du nerf latéral du Petromyzon. Bull. Acad. Roy. de Belgique. Tome XII. 1887.
Iversen, M., Bemerkungen über die dorsalen Wurzeln des Nervus hypoglossus. Ber. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. II. Heft 1. 1886.
Key, A., und Retzius, G., Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. I. II. 1. Stockholm 1875 und 1876.
Kingsbury, B. K. (s. das centrale Nervensystem).
Kingsley, J. S., The cranial Nerves of Amphiuma. Tufts College Studies. Nr. 7 (Scient. Series) 1902.
Koelliker, A., Der feinere Bau und die Funktionen des sympathischen Nervensystems. Sitz.-Ber. d. physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Jahrg. 1894.
— — Über die Entwickelung der Nervenfasern. Anat. Anz. Bd. XXV. Ergänz.-Heft. 1904.
Kohlbrugge, J. H. F. (Vergl. dessen Arbeiten über Muskeln und periphere Nerven beim Muskelsystem.)
Kohn, A., Über den Bau und die Entwickelung der sogen. Carotisdrüse. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LVI. Bd. 1900.
— — Chromaffine Zellen; chromaffine Organe; Paraganglien. Prag. Mediz. Wochenschr. Nr. 27. 1902.
— — Die Paraganglien. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. 62. Bd. 1903.
Koltzoff, N. K., Entw.-Gesch. des Kopfes von Petromyzon Planeri. Bull. Soc. Imp. des Natur. de Moscou. Nr. 3 u. 4. 1901.
Kose, W., Über das Vorkommen einer „Carotisdrüse" und der „chromaffinen Zellen" bei Vögeln. Anat. Anz. XXII. Bd. 1902.
Krause, W., Über die Doppelnatur des Ganglion ciliare. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1881.
Kupffer, C. von, Über die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Sitz.-Ber. der K. Bayer. Akad. d. Wissensch. München 1888.
— — Die Entwickelung der Kopfnerven der Vertebraten. Referat. Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der V. Versammlung in München, vom 18.—20. Mai 1891.
— — Über Monorhinie und Amphirhinie. Sitz.-Ber. der math.-phys. Klasse der K. Bayer. Akad. d. Wissensch. 1894. Bd. XXIV. Heft I.
— — Entwickelungsgeschichte des Kopfes. In: „Ergebnisse der Anat. und Entw.-Gesch." 1895.
Vergl. auch die beim Gehirn aufgeführten Arbeiten dieses Autors.
Lenhossék, von, Untersuch. über die Spinalganglien des Frosches. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXVI. 1886.
Lee, St., Zur Kenntnis des Olfactorius. Berichte d. naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. VIII. 1893.
Locy, W. A., New Facts regarding the Development of the Olfactory Nerv. Anat. Anz. XVI. Bd. 1899.
— — On a newly recognized Nerve connected with the Fore brain of Selachians. Anat. Anz. XXVI. Bd. 1905.
Lubosch, W., Vergl. anatom. Untersuchungen über den Ursprung und die Phylogenese des Nerv. accessorius Willisii. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Geschichte. LIV. Bd. 1899.
— — Drei kritische Beiträge zur vergl. Anatomie des N. accessorius. Anat. Anz. XIX. Bd. Nr. 18. 1901.
Lugaro, E., Sulle modificazioni delle cellule nervose nei diversi stati funzionali. Sperimentale, anno XLIX. (Sezione Biologica, fasc. II.) Firenze 1895.
Luschka, H., Über die drüsenartige Natur des sogen. Ganglion intercaroticum. Arch. f. Anat. Physiol. 1862.
Marchand, Beitr. z. Kenntnis der normalen und pathol. Anat. der Glandula carotica u. d. Nebennieren. Internat. Beitr. z. wissensch. Medizin (Festschr. z 70. Geburtstag von Rudolf Virchow, Bd. I.).
Milnes-Marshall, A., On the early stages of the development of nerves in Birds. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XI.
— — The development of the cranial nerves in the Chick. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XVIII.
— — The morphology of the vertebrate olfactory organ. Ebendaselbst. Vol. XIX.
— — On the head-cavities and associated nerves in Elasmobranchs. Ebendas. Vol. XXI.
— — The segmental value of the cranial nerves. Journ of Anat. and Phys. Vol. XVI.
Milnes-Marshall, A., and Spencer, B., Observ. on the cranial Nerves of Scyllium. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XXI.

Digitized by Google

Mitrophanow, P., Étude embryogénique sur les Sélaciens. Arch. de Zool. expérim. et générale. 3. Sér. Vol. I.
Müller, J., Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834.
— — Über Bau und Grenzen der Ganoiden. Abhandl. der Berliner Akademie 1834.
Neal, H. V., The Segmentation of the Nervous System in Squalus Acanthias etc. Bull. Mus. Comp. Zoölogy at Harvard College. Vol. XXXI. No. 7. 1898.
— — The Development of the Ventral Nerves in Selachii. I. Spinal Ventral Nerves. Mark Anniversary Volume, Article XV. 1903.
Onodi, A., Über die Entwickelung des sympath. Nervensystems. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.
— — Neurologische Untersuchungen an Selachiern. Internat. Monatsschr. für Anat. und Hist. Bd. III. 1888.
Osawa, G., vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit.
Owsiannikow, Ph., Über das sympathische Nervensystem der Flussneunaugen etc. Bull. de l'Académie impériale des Sciences de St. Pétersbourg. T. XI. 1883.
Parker, G. H., The optic chiasma in teleosts ant its bearing on the asymmetry of the Heterostomata (Flatfisches). Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll. Vol. XL. Nr. 5. 1903.
Paterson, A., M., On the Fate of the Muscle-Plate and the Development of the Spinal Nerves and Limb Plexus in Birds and Mammals. Quart. Journ. Microscop. Science, August, 1887.
— — The Origin and Distribution of the Nerves to the Lower Limb. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XXVIII. 1894.
— — Development of the Sympath. Nerv. Syst. in Mammals. Philos. Transact. Roy. Soc. London. Vol. 181. 1890.
Pinkus, F., Die Hirnnerven des Protopterus annectens. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. Bd. IV. H. 2. 1894.
— — Über einen noch nicht beschriebenen Hirnnerven des Protopterus annectens. Anat. Anz. IX. Bd. 1894.
Platt, J., vergl. die beim centr. Nervensystem aufgeführte Arbeit.
Plessen, J. von, und Rabinovicz, J., Die Kopfnerven von Salamandra maculata im vorgerückten Embryonalstadium. München (Verlag von J. F. Lehmann) 1891.
Popowsky, J., Zur Entwickelungsgeschichte des Nervus facialis beim Menschen. Morph. Jahrb. XXIII. Bd. 1885.
Prentiss, C. W., The Neurofibrillar Structures in the Leech and Crayfish with especial reference to the Neurone Theory. Journ. Comp. Neurol. Vol. XIII. 1903.
Punnet, R. C., On the Formation of the Pelvic Plexus, with especial reference to the nervous Collector in the Genus Mustelus. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. 192. 1901.
Rabl, K., Über das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anz. Jahrg. II. 1887.
Ransom, W. B., and D'Arcy, Thompson, W., On the Spinal and Visceral Nerves of Cyclostomata. Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886.
Retzius, G., Über das Ganglion ciliare. Anat. Anz. IX. Bd. 1894.
— — Punktsubstanz, „Nervöses Grau" und Neuronenlehre. Biol. Unters., N. F. XII. 1905.
Rohon, J. V., Über den Ursprung des Nervus acusticus bei Petromyzonten. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. LXXXV. Bd. 4. u. 5. Heft. Wien 1882.
Rotgans, J., Bijdrage tot de Kennis van de Halsgedelte der laatste vier Hersenzenuwen. Meppel 1886.
Ruge, G., Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des Plexus lumbalis der Primaten. Morphol. Jahrb. XX. Bd. 1894.
— — Über das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbeltieren. Festschr. für Carl Gegenbaur. Leipzig 1896.
Sagemehl, M., Untersuch. über die Entwickelung der Spinalnerven. Inaug.-Diss. Dorpat 1882.
Schaper, A., Beitr. zur Histologie der Glandula carotica. Arch. für mikrosk. Anatomie. Bd. XL. 1892.
— — Über die sogen. Epithelkörper (Glandulae parathyreoideae) in der seitlichen Nachbarschaft der Schilddrüse und der Umgebung der Art. carotis der Säuger und des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. XLVI. Bd. 1895.
Schauinsland, H., vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit über Hatteria (Hirnnerven).
Schneider, H., Über die Augenmuskelnerven der Ganoiden. Jenaische Zeitschr. Bd. XV.
Schultze, O., Über die Entwickelung des periph. Nervensystems. Anat. Anz. XXV. Bd. u. Ergänz.-Heft (Verhandl. d. Anat. Gesellsch. zu Jena 1904).
— — Beitr. zur Histogenese des Nervensystems. I. Über die multizelluläre Entstehung d.

Digitized by Google

peripheren sensiblen Nervenfaser und das Vorhandensein eines allgemeinen Endnetzes sensibler Neuroblasten bei Amphibienlarven. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LXVI. 1905.

Schultze, O., Die Kontinuität der Organisationseinheiten der peripheren Nervenfaser. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 108. 1905. (Vergl. auch d. Artikel desselben Autors in Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. z. Würzburg. N. F. Bd. XXXVII. 1905.)

Schwalbe, G., Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII.

Solger, B., Zur Anatomie der Faultiere. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.

Sherrington, Ch. S., Notes on the arrangement of some motor fibres in the lumbo-sacral plexus. Journ. of Physiol. Vol. XIII. Nr. 6. 1892.

— — Experiments in examination of the Peripheral Distribution of the Fibres of the Posterior Roots of Some Spinal Nerves. Phil. Transact. Royal Society of London. Vol. CLXXXIV. 1893.

Stannius, H., Das periphere Nervensystem der Fische. Rostock 1849.

— — Handbuch der Zootomie. I. Fische. 1854.

Steinach, E., Motorische Funktion hinterer Spinalnervenwurzeln. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. LX. 1895.

— — Über die viscero-motorischen Funktionen der Hinterwurzeln und über die tonische Hemmungswirkung der Medulla oblongata auf den Darm des Frosches. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. LXXI. 1898.

Strasser, H., Alte und neue Probleme der entwickelungsgeschichtlichen Forschung auf dem Gebiete des Nervensystems. In: Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Gesch. Herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. I. Bd. 1891.

Strong, O. S., The Cranial Nerves of Amphibia. Journ. of Morphol. Vol. X. Nr. 1. 1895. (Enthält auch eine ausgedehnte Literatur-Übersicht.)

Vincent Swale, The Carotid Gland of Mammalia and its Relation to the Suprarenal Capsule etc. Anat. Anz. XVIII. Bd. 1900.

Watteville, A. de, A Description of the cerebral and spinal nerves of Rana esculenta. Journ. of Anat. and Phys. Vol. IX.

Weigner, K., Über den Verlauf des Nervus intermedius. Bull. internat. de l'Acad. d. Bohême. 1904.

Westling, Ch., Beitr. z. Kenntnis des periph. Nervensystems. Abhandl. d. K. Schwed. Vet. Acad. Bd. IX. Nr. 8. (Behandelt Pithecus satyrus u. Ornithorrhynchus parad.)

Wiedersheim, R., Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

— — Das Gehirn von Ammocoetes und Petromyzon Plan. mit bes. Berücksichtigung der spinalartigen Hirnnerven. Morph. Studien. I.

Wijhe, van J. W., Über das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. V. 3.

— — Über die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandl. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Amsterdam 1882.

— — Über Somiten und Nerven im Kopfe von Vögel- und Reptilien-Embryonen. Zool. Anz. Bd. IX. 1886.

Zimmermann, Über die Carotisdrüse von Rana esculenta. Inaug.-Diss. Berlin 1887.

G. Sinnesorgane [1]).

Hautsinn und Geschmacksinn.

Allis, E Phelps, The Anat. and Development of the Lateral Line System in Amia Calva. Journ. of Morphol. Vol. II. 1889. Boston.

— — The Lateral Sensory Canals of Polypterus bichir. Anat. Anz. XVII. Bd. 1900.

— — The Lateral Sensory Canals etc. of Mustelus laevis. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. 45. N. S. P. 2. 1902.

— — The Lateral Sensory System in the Muraenidae. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XX. 1903.

— — The Latero-Sensory Canals and Related Bones in Fishes. Ebendaselbst. Bd. XXI. 1904.

— — On certain features of the lateral canals and cranial bones of Polyodon folium. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. 17. Bd. H. III. 4. 1903. (Vergl. auch über Scomber Scomber den 18. Bd. des Journ. of Morphol. 1903.

---

1) Vergl. den gedankenreichen, eine einheitliche Erfassung des Sinnesorgansystems behandelnden Vortrag von R. Burckhardt in den Verhandlungen des V. Internationalen Zoologen-Kongresses in Berlin 1901.

Digitized by Google

Arnstein, C., Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger. Arch. für mikr. Anat. Bd. XLI. 1893. (Enthält auch Literaturangaben.)
Ayers, H., On the structure and development of the nasal rays in Condylura cristata. Biolog. Centralbl. Bd. IV. 1885.
Beard, J., On the Segmental Sense organs of the Lateral line, and ihe Morphology of the Vertebrate Auditory Organ. Zool. Anz. VII. Jahrg. Nr. 161 u. 162. 1884.
— — On the cranial Ganglia and segmental Sense organ of fishes. Zool. Anz. VIII. Jahrg. 1885.
— — The System of branchial Sense Organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida. A contribution to the ancestral history of Vertebrates. Quart. Journ. of Microscop. Science. 1885.
Blane, J., Untersuch. über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentl. über Endknospen als Endapparate des Nerv. olfactorius. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884.
Boll, F., Die Lorenzi'schen Ampullen der Selachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.
— — Die Savi'schen Bläschen von Torpedo. Arch. f. Anat. u. Phys. 1875.
Botezat, E., Geschmacksorgane und andere nervöse Endapparate im Schnabel der Vögel. Biol. Centralbl. 24. Bd. 1904.
Brock, J., Über Terminalkörperchen ähnliche Organe in der Haut von Knochenfischen. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. IV. 1887.
Carrière, J., Kurze Mitteilungen zur Kenntnis der Herbst'schen und Grandry'schen Körperchen in dem Schnabel der Ente. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.
Cartier, O., Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. Bd. III. 1872. 1. Vorläufige Mitteilung p. 235. 2. I. Epidermis der Geckotiden p. 282 N. F. Bd. V. 1873. 3. Abt.
Coggi, A., Le Vesicole di Savi e gli organi della linea laterale nelle Torpedini. R. Accad. dei Lincei. Vol. VII 2. Semestre 1891.
— — Sullo Sviluppo delle Ampolle di Lorenzini. Ebendaselbst.
Cole, F. (vergl. die Literatur über das periphere Nervensystem).
Collinge, W. E., The Sensory Canal System of Fishes. Part I. Ganoidei. Quart. Journ. of Microsc. Sc. Vol. 36. P. 4. N. S. (Enthält eine gute Literaturübersicht.)
— — The Morphol. of the Sensory Canal System in some Fossil Fishes. Proc. Birmingham Philos. Soc. Vol. IX. Part. I. 1893.
— — The Lateral Canal System of 1. Lepidosteus osseus, 2. Polypterus (zwei Abhandl.) Proceed. Birmingham Philos. Soc. Vol. VIII. Part. II. 1893.
— — On the Sensory Canal System of Fishes. Teleostei-Suborder A. Physostomi. Proc. Zool. Soc. London 1895.
— — On the Sensory and Ampullary Canals of Chimaera. Proceed. Zool. Soc. London 1895.
Crevatin, F., Le Terminazioni nervose nel corio della Congiuntiva e della pelle dei Polpastrelli della dita dell' uomo. Mem. Ser. V. T. X. Accad. d. Scienze dell' Istit. di Bologna nella Sessione del 30 Nov. 1902.
Bogil, A. S., (vergl. dessen Arbeiten im Arch. f. mikr. Anat.)
Dostoiewsky, A., Über den Bau der Grandry'schen Körperchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.
Eberth, C. J., Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anat. der Froschhaut. Leipzig 1869.
Eberth, C. J., und Bunge, R., Die Endigungen der Nerven in der Haut des Frosches. Anat. Hefte, herausgeg. von Merkel und Bonnet. I. Abt. V. Heft. 1892.
Eimer, Th., Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. VII. 1871.
— — Über die Nervenendigungen in der Haut der Kulnitze. Archiv für mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.
Eisig, H., Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. Mitteil. der zool. Stat. zu Neapel. Bd. I.
Emery, C., Fierasfer. Studi intorno alla sistematica, l'anatomia e la biologia delle specie mediterranee di questo genere. Reale Accad. dei Lincei anno CCLXXVII (1879—80).
Engelmann, W., Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. II. 1872. Artikel: Geschmacksorgane
Ewart, J. C., and Mitchell, J. C., Lateral Sense Organs of Elasmobranchs. 1. The Sensory Canals of Laemargus. 2. The Sensory Canals of the common Skate. Royal Soc. of Edinburgh. Vol. XXXVII. Part. I. 1892.
Ludwig Ferdinand, Prinz von Bayern, Über Endorgane der sensiblen Nerven in der Zunge der Spechte. Sitz.-Ber. der K. bayer. Acad. der Wissensch. 1884. Heft 1.

Digitized by Google

Fritsch, G., Die äussere Haut und die Seitenorgane des Zitterwelses (Malopterurus electricus). Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. XXII. 1886.
— — Über den Angelapparat von Lophius piscatorius. Ebendaselbst. 1884.
— — Die elektrischen Fische, I und II. Leipzig 1887 und 1890.
Garman, S., On the lateral Canal System of the Selachia and Holocephala. Bull. Mus. Comp. Zoölogy at Harvard College. Vol. XVII. Nr. 2. 1888.
Gmelin, Zur Morphol. der Papilla vallata und foliata. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL. 1892.
Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
Gottschau, M., Über Geschmacksorgane der Wirbeltiere. Biolog. Centralbl. Bd. II. 1882.
Grandry, Sur les corpuscules de Pacini. Journ. de l'anat. et de la physiol. norm. et path. Vol. VI. 1869.
Guitel, F., Rech. sur la ligne latérale du Lophius piscatorius. Arch. de Zool. expérim. et générale. 2. Sér. Vol. IX. 1891.
— — Sur les boutons nerveux bucco-pharyngiens de Baudroie (Lophius piscatorius). Ebendaselbst.
Harrison, R. G., Experm. Unters. über die Entwickelung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LXIII. 1903.
Hermann, F., Studien über den feineren Bau des Geschmacksorganes. Sitz.-Ber. d. K. bayer. Akad., math.-physik. Kl. 1888.
Hesse, Fr., Über die Tastkugeln des Entenschnabels. Arch. f. Anat. u. Phys. 1882.
Hoffmann, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikrosk. Anat. 1883. Bd. XXIII.
Huss, G., Beitr. zur Kenntnis der Eimer'schen Organe in der Schnauze von Säugern. Tübinger Zool. Arbeiten. II. Bd. Nr. 7.
Holl, M., Zur Anatomie der Mundhöhle von Rana temporaria. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. Bd. XCV. III. Abt. Wien 1887. (Enthält zugleich die Literatur über die Geschmacksorgane der Vertebraten.)
Jobert, Études d'anatomie comparée sur les organes du toucher chez divers mammifères, oiseaux, poissons et insectes. Annales des Sciences naturelles. Sér. V. Tom. 16. 1872.
Key, A., Über die Endigungsweise der Geschmacksnerven in der Zunge des Frosches. Arch. f. Anat u. Physiol. 1861.
— — und Retzius, G., Studien in der Anatomie des Nervensystems. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.
Kingsbury, B. F., The Lateral Line System of Sense Organs in some American Amphibia, and Comparison with Dipnoans. Proc. Americ. Microsc. Soc. Vol. XVII. 1895.
Koelliker, A., Stiftchenzellen in der Epidermis von Froschlarven. Zool. Anz. VIII. Jahrg. 1895.
— — Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIII. Bd. 1886. (Letztgenannte Arbeit enthält auch wertvolle Mitteilungen über die Genese und den Bau der Nervenfaser.)
Kollmann, A., Der Tastapparat der Hand der menschlichen Rassen und der Affen in seiner Entwickelung und Gliederung. Hamburg und Leipzig 1883.
Krause, W., Die Nervenendigungen innerhalb der terminalen Körperchen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.
Langerhans, P., Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Ber. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. 1875.
— — Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1875.
— — Über die Haut der Larve von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.
— — Über Tastkörperchen und Rete Malpighii. Ebendaselbst.
— — Über die Larven der menschlichen Haut. Arch. f. path. Anat. Bd. 44. 1868.
Lenhossék, M. von, Die Geschmacksknospen in d. blattförmigen Papillen d. Kaninchenzunge. Verhandl. der Physik.-medizin. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. XXVII. Bd. Nr. 5. 1893.
— — Die Endknospen der Barbe und des Aales. Beitr. z. Histol. d. Nervensystems u. d. Sinnesorgane. Wiesbaden 1894.
Leydig, F., Über die Schleimkanäle der Knochenfische. Müller's Arch. 1850. Vorläufige Notiz: Froriep's Tagesberichte. April 1850.
— — Über die äussere Haut einiger Süsswasserfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.

Digitized by Google

Leydig, F., Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1851.
— — Beiträge zur mikrosk. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
— — Einige histol. Beobachtungen über den Schlammpeitzger (Cobitis fossilis). Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843.
— — Anat.-histol. Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
— — Hist. von Polypterus bichir. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V.
— — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt 1857.
— — Über Organe eines sechsten Sinnes. Zugleich als Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Haut bei Amphibien und Reptilien. Nova acta Acad. Caes. Leopold. Carol. germ. nat. curios. Bd. 34. 1868.
— — Über Tastkörperchen und Muskelstruktur. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1856.
— — Über die Molche der württemberg. Fauna. Arch. f. Naturgesch. Bd. XXXIII. 1867.
— — Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
— — Über die Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
— — Die Hautdecke und die Hautsinnesorgane der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.
— — Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
— — Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Schlangen. Archiv für mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.
— — Über die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. Die Haut einheimischer Ophidier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.
— — Über die Vater-Pacini'schen Körperchen der Taube. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V. 1854.
— — Über den Bau, insbesondere die Vater'schen Körperchen d. Schnabels d. Schnepfe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.
— — Studien über die äussere Bedeckung der Säugetiere. Archiv für Anat. u. Physiol. 1859.
Malbranc, M., Bemerkung betreffend die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Amphibien. Centralbl. f. d. med. Wissensch. Nr. 1. 1875.
— — Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1875.
Maurer, F., Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen. Ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetiere. Morphol. Jahrb. XVIII. Bd. 1892.
— — Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
Mayer, S., Beitr. z. Lehre vom Bau d. Sinneshaare. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.
Merkel, Fr., Über die Endigungen d. sensiblen Nerven in der Haut. Göttinger Nachr. Nr. 5. 1875.
— — Tastzellen und Tastkörperchen bei den Haustieren und beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875.
— — Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880. (Enthält zugleich ein ausführliches Literaturverzeichnis.)
— — Die Tastzellen der Ente. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.
Minekert, W., Zur Topogr. u. Entw.-Gesch. der Lorenzini'schen Ampullen. Anat. Anz. XIX. Bd. 1901.
Mitrophanow, P., Zur Entwickelungsgeschichte und Innervation der Nervenhügel der Urodelenlarven. Biolog. Zentralbl. VII. Bd. 1887.
Müller, H., Der nervöse Follikelapparat der Zitterrochen und die sogen. Schleimkanäle der Knorpelfische. Verhandl. der Phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. II. 1852.
Nagel, A., Vergl. physiol. u. anat. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe mit einleitenden Betrachtungen aus der allgem. vergl. Sinnesphysiologie. Bibliotheca zool. Heft 18. Stuttgart 1894.
Parker, G. H., The Funktion of the lateral-line organs in fishes. Bull. Bureau of Fisheries for 1904. Vol. XXIV. Febr. 1905.
— — The Sense of Hearing in Fishes. Americ. Natural. XXXVII. Nr. 435. 1903. (Enthält u. a. eine sehr wertvolle Zusammenstellung der verschiedenen Hypothesen über die Funktion der Hautsinnesorgane wasserlebender Tiere.)
Pfitzner, W., Nervenendigungen im Epithel. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.

Digitized by Google

Pinkus, F., Über Hautsinnesorgane neben dem menschlichen Haar (Haarscheiben) und ihre vergl. anatomische Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 65. 1904. (Vergl. auch: Verhdlg. d. physiol. Gesellsch. zu Berlin 1902/1903, Arch. f. Dermatologie, Bd. 60, 1902. Dermatolog. Zeitschr. IX, 1902 und X, 1903.)
Pollard, H. B., The Lateral Line System in Siluroids. Zool. Jahrb. V. Bd. 1892.
Rauber, Neue Fundstellen Vater-Pacini'scher Körperchen am Menschen und Säugetier. Zool. Anz. Bd. III. Nr. 72. 1880.
— — Vater'sche Körperchen der Bänder und Periostnerven. Neustadt a. H. 1865.
— — Untersuchungen über das Vorkommen u. die Bedeutung der Vater'schen Körperchen. München 1867.
Retzius, G. (Vergl. dessen beim centralen Nervensystem aufgeführten Werke.)
— — Zur Kenntnis der Nervenendigungen in den Papillen der Zunge der Amphibien. Biol. Unters. N. F. XII. 1905.
Ritter, W. E., On the eyes, the integumentary sense papillae, and the integument of the San Diego Blind Fish (Typhlogobius Californiensis, Steindachner.) Mus. Comp. Zoöl. Harvard College, Vol. XXIV, Nr. 3. 1893.
Sarasin, P. u. F., Einige Punkte aus der Entwickelungsgeschichte von Ichthyophis glutinosus (Epigrium gl.) Zool. Anz. X. Jahrg. 1887. (Handelt u. a. von Nervenhügeln und „Nebenohren". Vergl. das in der Literatur der Monographien aufgeführte Hauptwerk dieser Autoren.)
Schultze, M., Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861.
Schulze, F. E., Über die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. 1863.
— — Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.
— — Über die Nervenendigungen in den sogen. Schleimkanälen der Fische und über entsprechende Organe der durch Kiemen atmenden Amphibien. Arch. f. Anat. und Physiol. 1861.
— — Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI. 1870.
— — Die Geschmacksorgane der Froschlarven. Ebendaselbst.
Schwalbe, G., Über das Epithel der Papillae vallatae. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.
— — Über die Geschmacksorgane der Säugetiere und des Menschen. Arch. für mikr. Anat. Bd. IV. 1868.
— — Zur Kenntnis der Papillae fungiformes der Säugetiere. Centralblatt f. d. medizin. Wissensch. 1868.
— — Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Zugleich des zweiten Bandes 3. Abt. von Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1883. Enthält zugleich ein ausführl. Literaturverzeichnis.
Semper, C., Das Urogenitalsystem d. Selachier. Arbeiten aus dem zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. II.
Solger, C., Zur Kenntnis der Seitenorgane der Knochenfische. Centralbl. für d. med. Wissensch. 1877. Nr. 37 u. 45.
— — Neue Untersuch. zur Anat. der Seitenorgane der Fische.
I. Die Seitenorgane der Chimaera.
II. Die Seitenorgane der Selachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII.
III. Die Seitenorgane der Knochenfische (berührt auch die Dipnoër und Ganoiden.) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII und XVIII.
— — Über den feineren Bau der Seitenorgane der Fische. Sitz.-Ber. d. naturf. Gesellschaft zu Halle. Sitzung vom 27. Nov. 1880.
Stahr, H., Über die Papilla foliata beim wilden und beim domestizierten Kaninchen. Anat. Anz. XXI. Bd. 1902.
— — Über die Papillae fungiformes der Kinderzunge und ihre Bedeutung als Geschmacksorgan. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. 4. H. 2. 1901.
— — Über die Ausdehnung der Papilla foliata und die Frage einer einstigen „kompensatorischen Hypertrophie" im Bereiche des Geschmacksorgans. Arch. f. Entw.-Mechanik der Organismen. XVI. Bd. II. H. 1903.
Wilson, H. V., and Mattocks, J. E., The Lateral Sensory Anlage in the Salmon. Anat. Anz. XIII. Bd. 1897.
Zander, R., Über das Verbreitungsgebiet der Gefühls- und Geschmacksnerven in der Zungenschleimhaut. Anat. Anz. XIV. Bd. 1897.

Digitized by Google

Riechorgan.

Babuchin, Das Geruchsorgan. In Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. II. Bd. 1872.

Ballowitz, E., Über den Bau des Geruchsorgans der Cyclostomata. Sitz.-Ber. d. K. Preuss. Akad. d. Wiss. in Berlin, Sitz. v. 14. April 1904.

Balogh, C., Über das Jakobson'sche Organ des Schafes. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. 42, 1860.

Bancroft, J. R., The Nasal Organs of Pipa Americana. Bull Esex. Inst. Vol. XXVII. 1895.

Beard, J. (Vergl. das Literaturverzeichnis über Hautsinnesorganes.)

— — The nose and Jacobson's Organ. Zool. Jahrb. (Abt. f. Anat. u. Ontog.) III. Bd. 1889.

Berliner, K., Die Entwickelung des Geruchsorgans der Selachier. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LX. Bd. 1902.

Blaue, J., über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Zool. Anz. Nr. 127. 1882.

— — Untersuch. über den Bau d. Nasenschleimhaut bei Fischen u. Amphibien, namentlich über Endknospen als Endapparate des Nerv. olfactorius. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884.

Born, G., Über die Nasenhöhle und den Tränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.

— — Die Nasenhöhlen und der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. 5, 1879 und Bd. VIII, 1882. Drei Abhandlungen.

Broom, R., On the Organ of Jacobson in an Australian Bat (Miniopterus.) Ebendas. Vol. X. 1895.

— — On the comp. Anat. of the Organ of Jacobson in Marsupials. Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1896. Part. 4.

— — Observat. on the Relations of the Organ of Jacobson in the Horse. Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1896.

— — On the Organ of Jacobson in the Monotremata. Journ. Anat. u. Physiol. Vol. XXX.

— — A Contribution to the Comparative Anat. of the Mammalian Organ of Jacobson. Trans. Royal. Soc. of Edinburgh. Vol. XXXIX. P. I. Nr. 8. 1898.

— — On the Organ of Jacobson. Journ. Anat. and Physiol. Vol. XXXII. 1898.

Brunn, A. v., Die Membrana limitans olfactoria. Mediz. Centralbl. 1874. Nr. 45.

— — Untersuch. über das Riechepithel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875.

— — Weitere Unters. über das Riechepithel und sein Verhalten zum Nervus olfactorius. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. 1879.

— — Die Endigung der Olfactoriusfasern im Jakobson'schen Organ des Schafes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. 1892.

Cohn, F., Zur Entwickelungsgeschichte des Geruchsorgans des Hühnchens. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. LXI. 1902.

Disse, J., Über Epithelknospen in der Regio olfactoria der Säuger. Nachr. der K. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen. 1894. Nr. I.

— — Über die erste Entwickelung d. Riechnerven. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. z. Beförderung d. ges. Nat.-Wissensch. zu Marburg Nr. 7. 1896.

Dogiel, A., Über die Drüsen der Regio olfactoria. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1885.

— — Über den Bau des Geruchsorgans bei Fischen und Amphibien. Biol. Centralblatt. Bd. V. 1886.

— — Über den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.

Dursy, E., Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Tübingen 1869.

Exner, S., Untersuchungen über die Riechschleimhaut des Frosches. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. Bd. LXIII. I. Abt. Januar 1870.

— — Weitere Studien in derselben Schrift. Bd. LXV. III. Abt. Januar 1872 und Bd. LXXVI. III. Abt. Oktober 1877.

Fischer, E., Beitr. z. Kenntnis der Nasenhöhle und des Tränenganges der Amphibaeniden. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickelungsgesch. Bd. LV. 1900.

Fleischer, R., Beitr. z. Entwickelungsgeschichte des Jakobson'schen Organs und zur Anatomie der Nase. Sitz.-Ber. der physik.-med. Soc. zu Erlangen 1877.

Gaupp, E., Anat. Untersuch. über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XIV. 1888.

Gegenbaur, C., Über die Nasenmuscheln der Vögel. Jen. Zeitschr. Bd. VII. 1873.

Digitized by Google

Gegenbaur, C., Ein Fall von mangelhafter Ausbildung d. Nasenmuscheln. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.
— — Über das Rudiment einer septalen Nasendrüse beim Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1885.
Gratiolet, Recherches sur l'organe de Jacobson. Paris 1845.
Grimm, O., Über das Geruchsorgan der Störe. Göttinger Nachr. 1872.
— — Über die Nervenendigung im Geruchsorgane der Störe. Arb. der St. Petersburger Gesellsch. d. Naturf. Bd. IV. 1873.
Grosser, O., Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheim. Chiropteren. Morph. Jahrb. Bd. XXIX. 1900.
Henle, J., Handbuch der system. Anat. Bd. II. Eingeweidelehre. 2. Aufl. 1875.
Herzfeld, P., Über das Jakobson'sche Organ des Menschen und der Säugetiere. Zool. Jahrb. (Abt. f. Anat. und Ontog. der Tiere) Bd. III. (Enthält eine umfassende Literatur-Übersicht.)
Hinsberg, V., Die Entwickelung der Nasenhöhle bei Amphibien. Teil I u. II: Anuren und Urodelen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. LVIII. 3. H. 1901. Teil III. Gymnophionen. Ebendaselbst. Bd LX. 1902.
Hochstetter, F., Über die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. Verhandl. der anatom. Gesellsch. auf der V. Versammlung zu München vom 18. bis 20. Mai 1891.
Hoffmann, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1883.
Holm, J. F., The Development of the Olfactory Organ in the Teleostei. Morph. Jahrb. Bd. XXI. 1894.
— — Some Notes on the earley Developm. of the Olfactory Organ of Torpedo. Anat. Anz. X. Bd. 1894.
Kamon, K., Über die „Geruchsknospen". Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 64. 1904.
Kangro, C., Über Entwickelung und Bau der Steno'schen Nasendrüse der Säugetiere. Inaug.-Dissert. Dorpat 1884.
Keibel, F., Zur Entwickelungsgeschichte und vergl. Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes (Oberlippe) bei Vertebraten. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893.
Killian, G., Zur Anat. der Nase menschl. Embryonen. Arch. f. Laryngologie. II., III. IV. Bd.
Klein, E., The glands of the nasal cavity of the guinea-pig. Quart. journ. of micr. scienc. Vol. XX. 1880.
— — The organ of Jacobson in the Rabbit. Ebendaselbst 1881.
— — Contributions to the minute anatomy of the nasal mucous membrane. Ebendaselbst 1881.
— — A further communication to the minute anatomy of the Organ of Jacobson of the guinea-pig. Ebendaselbst.
Koelliker, A., Über die Jakobson'schen Organe des Menschen. Gratul.-Schrift der Würzburger med. Fakultät f. Rinecker 1877.
— — Zur Entwickelung des Auges und Geruchsorganes menschl. Embryonen. Gratulat.-Schrift an die Universität Zürich 1883.
Kükenthal, W. (Vergl. dessen Monographie der Waltiere, wo sich u. a. eine genaue Beschreibung des Geruchsorganes findet.)
Kupffer, C. von, Über Monorhinie u. Amphirinie. Sitz.-Ber. d. math.-physik. Kl. d. K. Bayer. Akad. d. Wissensch. Bd. XXIV. 1894. (Vergl. auch die beim Gehirn aufgeführten Werke desselben Autors.)
Leboucq, H., Le canal naso-palatin chez l'homme. Arch. de biologie. Vol. II. 1881.
Legal, E., Die Nasenhöhlen u. der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1882.
Legros, R., Développment de la Cavité buccale de l'Amphioxus lanceolatus etc. Arch. d'Anat. micr., No. 4. t. I. 1897 et No. 1. t. II. 1898.
Lenhossék, M. von, Die Nervenursprünge u. -Endigungen im Jakobson'schen Organ des Kaninchens. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.
— — Beitr. z. Histol. des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden 1894.
Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
— — Zirbel und Jakobson'sche Organe einiger Reptilien. Arch. für mikr. Anat. und Entwickelungsgesch. L. Bd. 1897.
Locy, W. A., New Facts regarding the Development of the Olfactory Nerv. Anat. Anz. XVI. Bd. 1899.
Lubosch, W., Die erste Anlage des Geruchsorgans bei Ammocoetes und ihre Beziehungen zum Neuroporus. Morphol. Jahrb. XXIX. Bd. 3. 1901.

Digitized by Google

Lubosch, W., Über den Bau und die Entwickelung des Geruchsorganes von Petromyzon. Anat. Anz. Bd. 25. Ergänz.-Heft. 1904.
Madrid-Moreno, J., Über die morphologische Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der Knochenfische. Bericht von C. Emery. Biolog. Centralbl. Bd. VI. 1886.
Marshall, A. M., Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ. Quart. Journ. of mier. Science. Vol. XIX. 1879.
Merkel, Fr., Über das Jakobson'sche Organ des Menschen und die Papilla palatina. Festschrift zum 50jähr. med. Doktor-Jubiläum Koelliker's. Wiesbaden 1892.
Meyer, H., Lehrb. der Anatomie. 3. Aufl. 1873.
Meyer, W., Beitr. z. Kenntnis der Anatomie und Histologie der lateralen Nasendrüse. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1904.
von Mihalkovics, V., Vergl. die in der Literatur über den Schädel angeführten Arbeiten dieses Autors. Dieselben enthalten auch ein sehr reiches Literaturverzeichnis über die Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Geruchorganes der Wirbeltiere.
Nagel, A., Vergl. das beim Haut- und Geschmackssinn aufgeführte Werk dieses Autors.
Osawa, G., Beitr. z. Lehre von den Sinnesorganen der Hatteria punctata. Arch. für mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LII. 1898. (Enth. auch Beitr. zur Lehre vom Seh- und Gehör-Organ. Den Schluss bildet ein Rückblick auf die in allen Organsystemen der Hatteria gewonnenen Resultate.)
Parker, W. N., „Exhibition of and remarks upon some young specimens of Echidna aculeata" at Brit. Assoc. Meeting. Aug. 1891. See Summary on „Nature" 1891. p. 483. Die ausführliche Arbeit findet sich in den Proc. Zool. Soc. London, 1894.
Paulli, S., vergl. die Literatur des Kopfskeletts.
Paulsen, E., Über die Drüsen der Nasenschleimhaut, besonders der Bowman'schen Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1885.
Pereslawcewa, S., Über die Struktur und die Form des Geruchsorgans bei den Fischen Arbeit d. St. Petersb. Gesellsch. der Naturf. Bd. IX.
Peter, K., Mitteilungen zur Entwickelungsgeschichte der Eidechse. Wachstum des Riechgrübchens. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LV. 1900.
— — Die Entwickelung des Geruchsorgans und Jakobson'schen Organs in der Reihe der Wirbeltiere. Bildung der äusseren Nase und des Gaumens. Handbuch d. vergl. und experiment. Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere, herausgeg. von O. Herburg. Berlin 1902. (Vergl. auch: Anat. Anz. Bd. XX. 1902, sowie Arch. f. mikr. Anat. etc. Bd. LX. 1902.
Piana, G. P., Contribuzioni alla conoscenza della struttura e della funzione dell' organo di Jakobson, Bologna 1880. Ref. i. d. Deutsch. Zeitschr. f. Tiermed., Bd. 7, 1882. p. 325.
Rawitz, B, Die Anatomie des Kehlkopfes und der Nase von Phocaena communis Cuv. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XVII. 1900.
Retzius, G., Das Riechepithel der Cyklostomen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880. Vergl. auch die beim Centralnervensystem aufgeführten Werke dieses Autors.
Röse, C., Über das rudimentäre Jakobson'sche Organ der Krokodile und des Menschen. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893.
Sarasin, P. und F., Ergebnisse naturwissensch. Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86. II. Bd. IV. Heft. Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle, Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden 1890.
Schiefferdecker, P., Histologie der Riechschleimhaut der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Handb. der Laryngologie und Rhinologie, herausgeg. von P. Heymann. Enthält ein grosses Literaturverzeichnis. Wien 1896.
Schmidt, V., Zur Frage über die laterale Nasendrüse bei Säugetieren. Anat. Anz. XXV. Bd. 1904.
Schönemann, A., Beitr. zur Kenntnis der Muschelbildung und des Muschelwachstums. Anat. Hefte. I. Abt. LVIII. Heft. (18. Bd. H. 1.) 1901.
Schultze, M., Über die Endigungsweise der Geruchsnerven und die Epithelialgebilde der Nasenschleimhaut. Monatsber. der Berliner Akademie, Nov. 1856.
— — Unters. über den Bau der Nasenschleimhaut, namentl. der Struktur- u. Endigungsweise der Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbeltieren. Abhandl. der naturf. Gesellsch. zu Halle, VII. 1862.
— — Das Epithelium der Riechschleimhaut des Menschen. Mediz. Centralblatt Nr. 25. 1864.
Strasser, H., Sur le développment des Cavités nasales et du squelette du nez. Arch. d. Scienc. phys et nat. 106 année. 4me période. Genève. 1901.

Digitized by Google

Schwalbe, G., Über die Nasenmuscheln der Säugetiere und des Menschen. Sitz.-Ber. d. physik.-ökonom. Gesellsch. zu Königsberg. XXIII. 1882.
— — Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Zugleich des 2. Bandes dritte Abteilung von Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1883 und 1887.
Schwink, F. (Vergl. die beim Kopfskelett aufgeführte Arbeit dieses Autors.)
Seydel, O., Über die Nasenhöhle der höheren Säugetiere und des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
— — Über die Nasenhöhle und das Jakobson'sche Organ der Amphibien. Morphol. Jahrb. XXIII. Bd. 1895.
— — Über die Nasenhöhle und das Jakobson'sche Organ der Sumpfschildkröten. Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl Gegenbaur. Leipzig 1896.
Sluiter, C. Ph., Das Jakobson'sche Organ von „Crocodilus porosus." Anatom. Anz. VII. Jahrg. 1892.
Smith, G. F., Jacobson's Organ and the Olfactory Bulb in Ornithorhynchus. Anat. Anz. XI. Bd. 1895.
Solger, B., Beitr. z. Kenntnis der Nasenwandung, und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.
Spurgat, F., Beitr. zur vergl. Anat. der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Tiere. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. V. Bd. 3. Heft. 1896.
Sweet, G., Contributions to our Knowledge of the anatomy of Notoryctes typhlops, Stirling. Proc. R. Soc. Victoria, Vol. XVII. (N. S.) Pt. I. 1904. (Handelt u. a. vom Jakobson'schen Organ.)
Symington, J., On the Nose, the Organ of Jacobson, and the Dumbbell-shaped Bone in the Ornithorhynchus. Proc. Zool. Soc. of London 1891.
— — On the Organ of Jacobson in the Kangaroo and Rock Wallaby (Makropus giganteus and Petrogale penicillata). Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXVI. 1891.
— — On the Homology of the Dum-Bell-Shaped Bone in the Ornithorhynchus. Journ. Anat. and Physiol. Vol. XXX. 1896.
Veress, E., Über die Reizung des Riechorgans durch direkte Einwirkung riechender Flüssigkeiten. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 95. 1903.
Weber, M., Studien über Säugetiere. II. T. Jena 1899 (handelt u. a. über das periphere Geruchsorgan des Elefanten.)
Wiedersheim, R., Das Kopfskelett der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.
— — Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
— — Die Stammesentwickelung des Jakobson'schen Organs. Tagebl. d. 54. Versamml. deutscher Naturforscher und Ärzte in Salzburg. 1881.
— — Das Geruchsorgan der Tetrodonten, nebst Bemerkungen über Hautmuskulatur derselben. Festschrift zum 70. Geburtstag A. v. Koelliker's. Leipzig 1887. Im Auszug im Anat. Anz. II. Jahrg. 1887.
— — Beiträge zur Kenntnis der äusseren Nase vom Semnopithecus nasicus. Eine physiognomische Studie. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. III. H. 2. 1901.
— — Nachträgl. Bemerkungen über den Semnopithecus nasicus und Beiträge zur äusseren Nase des Genus Rhinopithecus. Ebendaselbst.
Wijhe, J. W. van, Über die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchorganes der Wirbeltiere. Zool. Anz. Bd. IX. 1886.
Wilder, H. Harris, A Contribution of the Anatomy of Siren lacertina. Zool. Jahrb. IV. Bd. 1891.
— — Die Nasengegend von Menopoma Alleghaniense und Amphiuma tridactylum. Nebst Bemerkungen über die Morphologie des Nervus ophthalmicus profundus trigemini. Ebendaselbst. V. Bd. 1892.
Wilson, J. T., Observat. upon the Anatomy and Relations in the „Dumb-Bell-Shaped" Bone in Ornithorhynchus, with a new theory of its Homology ect. Proc. Linn. Soc. of N. South Wales. Vol. IX. 1894.
Wright, R. Ramsay, On the Organ of Jacobson in Ophidia. Zool. Anz. VI. Jahrg. 1883. Nr. 114
Zuckerkandl, E., Normale und pathologische Anatomie der Nasenhöhle. Wien 1882.
— — Das periphere Geruchsorgan der Säugetiere. Stuttgart 1887.
— — Über das Riechzentrum. Stuttgart 1877.
— — Die Entwickelung des Siebbeines. Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der VI. Versammlung zu Wien 1892.
— — Über die Nasenmuskel der Monotremen. Anat. Anz. XXI. Bd. 1902.

Digitized by Google

Sehorgan.

Aeby, Ch., Der Canalis Petiti und die Zonula Zinnii beim Menschen und bei Wirbeltieren. Graefe's Arch. f. Ophthalmologie XXVIII. 1.
Arnold, J., Beitr. zur Entwickelungsgeschichte des Auges. Heidelberg 1874.
Babuchin, Beitr. zur Entwickelungsgeschichte des Auges.
Beer, Th., Studien über die Akkommodation d. Vogelauges. Arch. für d. ges. Physiol. Bd. 53. 1892.
— — Die Akkommodation des Fischauges. Ebendaselbst. Bd. 58. 1894.
— — Die Akkommodation des Auges in der Tierreihe. Wien. klin. Wochenschr. Nr. 42. 1898. (Erstreckt sich über alle Hauptgruppen der Wirbeltiere.)
— — Über primitive Sehorgane. Wiener klinische Wochenschr. Jahrg. 1901. Nr. 11—13.
Béraneck, E., L'oeil primitif des Vertébrés. Arch. des sciences physiques et naturelles. Tome XXIV. 1890.
— — et Verrey, L., Sur une nouvelle fonction de la choroïde. Bull. Soc. d. sciences nat. Neuchâtel. T. XX. 1891/92.
Berger, E., Beiträge zur Anat. des Sehorganes der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1882.
Bernd, A. H., Die Entwickelung des Pecten im Auge des Hühnchens aus den Blättern der Augenblase. Inaug.-Dissert. Bonn. 1905.
Boeke, J., On the Structure of the light-perceiving cells in the spinal cord, on the neurofibrillae in the ganglioncells and on the innervation of the striped muscles of Amphioxus lanceolatus. Proc. Meet. k. Akad. d. Wetensch. Amsterdam. Novbr. 20. 1902. (Vergl. auch die Proc. 19. Apr. 1902.)
Boll, F., Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1877. Physiol. Abt.
Boveri, Th., Über die phylogenet. Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Zool. Jahrb. Suppl. VII. (Festschrift Weismann) 1904.
Brauer, A., Über einige von der Valdivia-Expedition gesammelte Tiefseefische und ihre Augen. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. z. Beförderung der ges. Naturwissensch. zur Marburg. Nr. 8. Juli 1901.
— — Über den Bau der Augen eines Tiefseefisches. Verhdl. d. Deutsch. zool. Gesellsch. 1902. (Vergl. auch Zool. Anz. Bd. 25. Nr. 668. 1902.)
Burkard, O., Über die Periorbita der Wirbeltiere und ihre muskulösen Elemente. Arch. f. Anat. u. Entwickel.-Gesch. Jahrg. 1902. Suppl. Bd. 1902.
Canfield, W., Vergl. anat. Studien über den Akkommodationsapparat des Vogelauges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII. 1886.
Carpi, U., Sulla minuta innervazione del cosidetto meuisco preoculare degli Ofidi. Boll. Soc. Medico-Chirurg. Pavia, Seduta del 29. Apr. 1904.
Carrière, J., Die Sehorgane der Tiere, vergl. anatomisch dargestellt. München 1885. (Behandelt auch die Wirbellosen.)
Cirincione, Über die Genese des Glaskörpers. Anat. Anz. Ergänz.-Heft z. XXIII. Bd. 1903.
Corning, H. K., Über die vergl. Anatomie der Augenmuskulatur. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX. 1900.
Denissenko, G., Einiges über den Bau der Netzhaut des Aales. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.
Dogiel, A., Die Retina der Ganoiden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.
— — Über das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina d. Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugetiere. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888.
— — Die Retina der Vögel I. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. 44. 1895.
Dohrn, A., Stud. zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Mitteilg. d. Zool. Station zu Neapel. VI. Bd. 1885.
Eggeling, H., Zur Morphologie der Augenlider der Säuger. Jennische Zeitschrift für Naturw. XXXIX. Bd. 1904. (Vergl. auch Anat. Anz. Bd. XXXII. Ergänzungs-H. 1904.)
Eigenmann, C. H., The Eyes of the Blind Vertebrates of North America, II. The Eyes of Typhlo-Molge Rathbuni Stejneger. Trans. Americ. Micr. Soc. 1899.
— — Causes of Degeneration in Blind Fishes. Popul. Science Montyhl. Vol. LVII. 1900.
— — Degeneration in the Eyes of the Cold-Blooded Vertebrates of the North Americ. Cave. Proc. Indiana-Acad. Sci. 1899 p. 31—46, 239, 251—57.
— — The Blind-Fishes. Biol. Lect. from the Marine. Biolog. Labor. of Woods Holl. 1899.

Digitized by Google

Eigenmann, C. H., The Developm. of the Eyes in the Blind-Fish. Amblyopsis. Science. Vol. XII. Nr. 295. 1900.
— — The Eye of the Cave Salamander Typhlotriton. Ebendaselbst.
— — The Eyes of the Blind Vertebrates of North America. III. Biolog. Bullet. Vol. II. Nr. 1. 1900.
— — The Eyes of the Blind Vertebrates of North America. VI. The Eyes of Typhlops lumbricalis (Linneus), a blind snake. Biolog. Bullet. Vol. V. Nr. 5. 1903.
— — The Eye of Rhinenra Floridana. Proceed. Indiana Academy of Science for 1901. (Vergl. Proceed. Washingt. Acad. of Sciences. Vol. IV. Sept. 1902.)
Engelmann, Th. W., Über Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einfluss d. Lichtes u. d. Nervensystems. Comptes rendus d. VIII. Sitzung des internat. med. Kongresses. Kopenhagen 1884.
Ficalbi, E., Osserv. sull' Apparecchio palpebrale dei Serpenti e de Gechidi. Atti d. Soc. Toscana di Science naturali. Vol. IX. Pisa 1888.
Fick, A. E., Über die Ursachen der Pigmentwanderungen in der Netzhaut. Vierteljahrsschrift der naturf. Gesellsch. in Zürich. XXXV. Jahrg. Heft 1. 1890.
Fischel, A., Zur Histologie der Urodelen-Kornea und des Flimmerepithels. Anat. Hefte. I. Abt. XLVIII. (15. B. H. 2.) 1900.
Froriep, A., Die Entwickelung des Auges. Handb. d. vergl. u. experim. Ent.-Gesch. d. Wirbeltiere. Herausgeg. v. O. Hertwig. 1905.
Fürst, C. M., Zur Kenntnis d. Histogenese u. d. Wachstums der Retina. Acta Reg. Soc. Physiogr. Lund, T. XV. 1904.
Giacomini, C., Annotazioni sulla Anatomia del Negro (Esistenza della ghiandola d'Harder in un Boschimane. Duplicità della cartilagine della Plica semilunaris etc.) Atti della R. Accademia delle Scienze di Torina. Vol. XXII. 1887.
— — La Plica semilunaris e la laringe nelle Scimmie antropomorfe. Nota suppl. alla Anatomia del Negro. Torino 1897.
Graber, V., Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere. Leipzig 1884.
Harman, N. B., The Palpebral and Occulomotor Apparatus in Fishes. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXIV. 1899.
Heinemann, C., Beiträge zur Anatomie der Retina. Arch. für mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
Herzog, H., Über die Entwickelung der Binnenmuskulatur des Auges. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LX. Bd. 1902.
Hesse, R., Über den feineren Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbeltiere. Zool. Jahrb. Suppl. VII. (Weismann's Festschr.) 1904.
Hoffmann, B., Die Tränenwege der Vögel und Reptilien. Zeitschr. f. Naturwissensch. 1882.
Hoffmann, C. K., Über den Bau der Retina bei Amphibien und Reptilien. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. III. Heft 1.
— — Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1883.
Hosch, Das Sehorgan von Protopterus annectens. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. 64. Bd. 1904.
Johnson, Lindsay, G., Contrib. to the comparative Anatomy of the Mammalian Eye, chiefly based on ophthalmoscopic examination. Phil. Trans. Royal Soc. London B. Vol. CXCIV. 1901.
Joseph, H., Über eigentüml. Zellstrukturen im Zentralnervensystem von Amphioxus. Anat. Anz. Bd. XXV. Ergänz.-Heft 1904.
Kallius, E., Sehorgan. Ergebn. der Anat u. Entw.-Gesch. Bd. XII. 1902.
Kessler, L., Zur Entwickelung des Auges. Leipzig 1877.
Koelliker, A., Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1867.
— — Zur Entwickelung des Auges u. Geruchsorgans menschlicher Embryonen. Gratul.-Schrift an die Universität Zürich. 1883.
— — Über die Entwickelung und Bedeutung des Glaskörpers. Anat. Anz. Ergänz.-Heft zum Bd. XXIII. 1903. (Vergl. auch Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. LXXVI. 1903.)
Kohl, C., Einige Notizen über das Auge von Talpa europaea und Proteus anguineus. Zool. Anz. Jahrg. XII. 1889.
— — Rudimentäre Wirbeltieraugen. I., II. u. III. Tl. mit einem Nachtrag. In „Bibliotheca zool." herausgeg. von R. Leuckart u. C. Chun. Heft 13, 14. Cassel 1892. (Mit Literaturverzeichnis.)
Krause, W., Die Nervenendigung in der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
— — Die Retina der Fische. Internat. Monatsschrift für Anat. und Histologie. Bd. III. 1886.

Digitized by Google

Krause, W., Über die Retinazapfen der nächtlichen Tiere. Arch. für mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.
Kries, J. von, Über die Funktion der Netzhautstäbchen. Zeitschrift für Psychol. und Physiol. d. Sinnesorgane. Bd. IX. 1895.
Kühne, W., Verschied. Abhandl. über die Anat. und Physiol. der Retina (Sehpurpur). Untersuch. a. d. physiol. Institut zu Heidelberg.
Lamb, A. B., The Development of the Eye Muscles in Acanthias. Tufts College Studies, Nr. 7 (Scient. Series) 1902.
Langerhans, P., Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Verh. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B. 1895.
Lauber, H., Beitr. z. Anatomie des vorderen Augenabschnittes der Wirbeltiere. Anat. Hefte. I. Abt. LIX. H. (XVIII. Bd. H. 2. 1902.) (Handelt vom Schlemm'schen Kanal bezw. verschiedenen Abfluss-Möglichkeiten des Kammer-Wassers.)
— — Beitr. z. Anat. des vorderen Augenschnittes der Wirbeltiere. Anat. Hefte. I. Abt. LIX. H. (XVIII. Bd. H. 2) 1901.
— — Anat. Unters. d. Auges von Cryptobranchus japonicus. Ebendaselbst H. LXIV/LXV. (Bd. XX) 1902.
Lenhossék, M. v., Die Entwickelung des Glaskörpers. Vorgelegt der ungar. Akad. d. Wissensch. am 20. Okt. 1902. Leipzig 1903.
Leuckart, R., Organologie des Auges. In: A. Graefe und Th. Saemisch, Handb. der ges. Augenheilkunde. I. Band: Anatomie und Physiologie.
Leber, Th., Ernährungsverhältnisse des Auges. Ebendaselbst.
Leydig, F., Beitr. zur mikr. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen u. Haie. Leipzig 1859.
Lieberkühn, N., Beitr. z. Anat. des embryonalen Auges. Arch. für Anat. u. Physiol. 1879.
Löwe, L., Beitr. z. Anat. des Auges und die Histogenese der Retina. Arch. für mikr. Anat. Vol. XV. 1878.
Loewenthal, N., Beitr. z. Kenntnis der Harder'schen Drüse bei den Säugetieren. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892 und Intern. Monatsschr. f. Anat. 1896.
— — Die Gl. infraorbitalis und eine besondere der Parotis anliegende Drüse bei der weissen Ratte. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. LVI 1900.
Mall, F., Histogenesis of the Retina. Journ. of Morphol. Vol. VIII. 1893.
Manz, W., Die Ganglienzellen der Froschnetzhaut. Zeitschr. f. rat. Mediz. Bd. XXVIII.
— — Über den Mechanismus der Nickhautbewegung beim Frosche. Verhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B. Bd. II.
— — Anat.-physiol. Untersuch. über die Akkommodation des Fischauges. Inaug.-Dissert. Freiburg i/B. 1858.
— — Entwickelungsgeschichte des menschl. Auges. In dem Handb. d. gesamten Augenheilkunde von A. Graefe und Th. Saemisch. I. Bd.
— — Über albinotische Menschenaugen. Arch. f. Ophthalm. XXIV.
Merkel, F., Makroskopische Anatomie des menschlichen Auges. In: A. Graefe und Th. Saemisch, Handbuch der gesamten Augenheilkunde. I. Band: Anatomie u. Physiol.
Miessner, H., Die Drüsen des dritten Augenlids beim Schweine. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin und vergl. Pathol. XVIII. Bd.
von Mihalcovics, V., Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.
Müller, H., Gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. Herausgeg. von O. Becker. Leipzig 1872.
Müller, W., Über die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbeltiere. Festgabe von C. Ludwig. Leipzig 1874.
Nagel, W. A., Der Lichtsinn augenloser Tiere. Eine biolog. Studie. Jena 1896.
Nussbaum, W., Entwickelung der Augenmuskeln bei den Wirbeltieren. Sitz.-Ber. der Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn. 1899.
— — Die Pars ciliaris retinae des Vogelauges. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. LVII. Bd. 1901.
— — Die Entwickelung der Binnenmuskeln des Auges der Wirbeltiere. Ebendaselbst. LVIII. Bd. 1901.
Nüsslin, O., Zur Kritik des Amphioxusauges. Inaug.-Diss. Tübingen 1877.
Osawa, G., Vergl. die beim Geruchsorgan aufgeführte Arbeit über Hatteria punctata.
Peters, A., Beiträge zur Kenntnis der Harder'schen Drüse. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.
Pfitzner, W., Das Epithel der Conjunctiva. Zeitschr. f. Biologie. XXXIV. Bd. 1897.

Digitized by Google

Piersol, G., Beitr. z. Histologie der Harder'schen Drüsen der Amphibien. Arch. für mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.
Pilliet, A., und Bignon, F., Sur la glande lacrymale d'une tortue géante (Chelone viridis.) Bull. de la Société zoolog. de France. 1855. 1ère partie.
Pohlman, A. G., The Etiology of Eye Strain. From a phylog. and ontog. Standpoint. Journ. Americ. Med. Assoc. May 6. 1895.
Pütter, A., Die Augen der Wassersäugetiere. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere. Bd. 17. 1902.
Rabl, C., Über den Bau und die Entwickelung der Linse. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIII, 3, und LXV, 2, 1898 (Selachier, Amphibien, Reptilien, Vögel), LXVII, 1, 1899 (Säugetiere).
Retzius, G., Biolog. Untersuchungen. N. F. V. Stockholm 1893.
Reuter, K., Über die Entwickelung der Augenmuskulatur beim Schwein. Anat. Hefte. I. Abt. XXVIII—XXX. Heft. (IX. Bd. H. 1—3.)
Ridewood, W. G., The Eyelid-Muscles of the Carcharlidae and Scyllium. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXIII.
Ritter, W. E., (Vergl. die bei den Hautsinnesorganen aufgeführte Arbeit über den blinden Fisch Typhlogobius.)
Sardemann, E., Die Tränendrüse. Preisschr. Freiburg i. Br. 1884. Ausz. im Zool. Anz. 1884.
Schaper, A., Zur Histologie der menschlichen Retina spez. der Macula lutea und der Henle'schen Faserschicht. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.
— — Die nervösen Elemente der Selachier-Retina in Methylblaupräparaten. Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl v. Kupffer. 1899.
— — Über einige Fälle atypischer Linsenentwickelung unter abnormen Bedingungen. Ein Beitrag zur Phylogenie und Entwickelung der Linse. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1904.
Shafer, G. D., The Mosaic of the Single and Twin Cones in the Retina of Micropterns salmoides. Zoology at the American Association. Report fr. Eigenmann. Science Vol. XII. Nr. 295. 1900. (Vergl. auch „Americ. Naturalist" Vol. XXXIV. Nr. 398. Febr. 1900.)
Schultze, M., Die Retina. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.
— — Über die Retina der Neunaugen. Sitz.-Ber. der niederrhein. Gesellsch. für Natur- u. Heilkunde. 6. Nov. 1871.
— — Über die Netzhaut des Störes. Ebendaselbst. 2. Dezbr. 1872.
Über weitere Aufsätze desselben Verfassers vergl. Bd. II, III, IV, V, VI u. VII des Arch. f. mikr. Anatomie.
Schulze, O., Zur Entwickelungsgeschichte des Gefäss-Systems im Säugetier-Auge. Festschrift für A. v. Koelliker. 1892.
Schwalbe, G., Mikrosk. Anatomie des Sehnerven, der Netzhaut und des Glaskörpers. In: A. Graefe und Th. Saemisch, Handbuch der gesamten Augenheilkunde. I. Bd.: Anatomie und Physiologie.
— — Untersuchungen über die Lymphbahnen des Auges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI. 1870.
— — Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Zugleich des II. Bandes. 3. Abteilung von Hoffmanns Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1883 und 1887.
Seiler, H., Zur Entwickelung des Konjunktivalsackes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1890.
Steinach, E., Untersuch. zur vergl. Physiologie der Iris. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. XLVII. 1890 und Bd LII. 1892
Studnička, F. K., Unters. über den Bau der Sehnerven der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXI. 1897.
— — Über eine eigentümliche Form des Sehnerven bei Syngnathus acus. Sitz.-Ber. K. Böhm. Gesellsch. d. Wissensch. 1901.
Sweet, G., The Structure of the Eye and associated parts in Notoryctes typhlops. Trans. Australasian Assoc. f. the Advanc. of Science. Dunedin, 1904.
Szily, A. jun., Zur Anat. u. Entw.-Gesch. der hinteren Irisschichten, mit besond. Berücksichtigung des Musculus sphincer iridis des Menschen. Anat. Anz. Bd. 20. (Vergl. auch Arch. für Ophthalmologie. Bd. 53, H. 3.)
— — Zur Glaskörperfrage. Anat. Anz. XXIV. Bd. 1904.
Tiesing, B., Ein Beitrag zur Kenntnis der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Hnie und Rochen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXX. N. F. XXIII.
Trotsenburg, J. A. van, Die topograph. Beziehung der Tränendrüse zur lateralen

Digitized by Google

Orbitalwand, als Differenzmerkmal zwischen Ost- und Westaffen. „Petrus Camper", Deel I. Aflevering 2. 1901.
Virchow, H., Über Fischaugen. Verhandl. der physik.-mediz. Gesellsch. zu Würzburg. 1881.
— — Über die Gefässe im Auge und in der Umgebung des Auges beim Frosche. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1882.
— — Über die Form der Falten des Corpus ciliare bei Säugetieren. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1885.
— — Die physikal. Natur des Glaskörpergewebes, die morphol. Natur desselben, die Zonula Zinnii etc. Ber. der ophthalmol. Gesellsch. zu Heidelberg. 1885.
— — Mitteil. zur vergl. Anat. der Wirbeltieraugen. Ber. der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Strassburg 1885.
— — Über die Augen der Selachier und die Verbindung derselben mit den Kopfgefässen. Verhandl. der Physiol. Gesellsch. zu Berlin. Jahrg. 1889/90.
— — Einige Bemerkungen zur Anatomie der Lider. Anat. Anz. Bd. 32. Ergänz.-Heft. 1904.
— — Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefässe im Glaskörperraum von Wirbeltieren etc. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. X. Bd. 1900.
Waldeyer, W., Mikroskop. Anatomie der Cornea, Sklera, Lider und Conjunctiva. In: A. Graefe u. Th. Saemisch, Handbuch der gesamten Augenheilkunde. 1. Bd.: Anatomie und Physiologie.
— — Anatomie microscopique (Traité complet d'ophthalmologie par L. de Wecker et E. Landolt.) Paris 1883.
Walzberg, Th., Über den Bau der Tränenwege der Haussäugetiere und des Menschen. Gekrönte Preisschrift. Rostock 1876. (Vergl. über die Tränenwege auch die beim Riechorgan aufgeführten Arbeiten von G. Born.)
Weber, M., Über die Nebenorgane des Auges der Reptilien. Arch. für Naturgeschichte. 43. Jahrg. I. Bd.
Wiedersheim, R., (und Ecker, A.), Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864 bis 1882. III. Aufl., bearbeitet von E. Gaupp.
Williams, St. R., Changes accompanying the migration of the eye and observations on the tractus opticus and tectum opticum in Pseudopleuronectes americanus. Bull. Mus. Comp. Zoöl. at Harvard College, Vol. XL. Nr. 1. 1902.

Gehörorgan.

Albrecht, P., Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire de cartilage de Meckel et des osselets de l'ouie etc. Bruxelles 1883. 2. Aufl. Hamburg 1886.
Ayers, H., On the Origin of the Internal Ear and the Functions of the Semi-Circular Canals and Cochlea. Lake Laboratory, Milwaukee, Wisc. 1890.
— — Vertebrate Cephalogenesis. II. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Ear, with a Reconsideration of its Functions. Journ. of Morphology. Vol. VI. 1892. (Enthält ein auf zirka 300 Nummern sich belaufendes Literaturverzeichnis über das Gehörorgan der Wirbeltiere.)
Baum und Kirstein, Vergl. Anat. Untersuch. über die Obermuskulatur verschiedener Säugetiere. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1903.
Baumgarten, Beiträge zur Entwickelungsgesch. d. Gehörknöchelchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L.
Beard, J., vergl. die Arbeiten dieses Autors im Literaturverzeichnis über die Hautsinnesorgane und das Zentralnervensystem.
Beneden E., van, Rech. sur l'oreille moyenne des Crocodiliens etc. Arch. d. Biologie. Vol. III. 1882.
Bertelli, D., Anatomia comparata della membrana des Tympano. Ann. delle Univers. Toscane. Parte 2a, Scienze Cosmologische, Vol. XIX. Pisa 1893.
Böttcher, A., Die zahlreichen, das Gehörorgan behandelnden Aufsätze dieses Autors finden sich in Virchow's Arch. Bd. XVII und XIV, im med. Zentralblatt vom Jahr 1868 u. 1870, im Archiv für Anatomie u. Physiologie vom Jahr 1869, in den Nova acta d. kais. Leop. Carol. Acad. Vol. XXXV und im Arch. f. Ohrenheilk. Bd. VI. 1871.
Breschet, Recherches anat. et physiol. sur l'organe de l'ouie de poissons. Paris 1838.
Bridge, T. W., and Haddon, A. C., Contributions tho the Anatomy of Fishes. The Air-Bladder and Weberian Ossicles in the Siluroid Fishes. Philos. Transact. of the Royal Society of London. Vol. CLXXXIV (1893).
Bromann, J., Die Entwickelungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen. Anat. Hefte. I. Abt. H. 37 (11. Bd. H. 4).

Digitized by Google

Cisow, A., Über das Gehörorgan der Ganoiden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880.
Coggi, A., Über die sog. Kalksäckchen an den Spinalganglien des Frosches und ihre Beziehungen zum Ductus endolymphaticus. Auszug im Anat. Anz. V. Jahrg. 1890. Die ausführliche Arbeit findet sich in den Schriften der Reale Accademia dei Lincei. Cl. Sc. fis. ecc. Ser. 4a. Vol. VI. 1889.
Deiters, Untersuchungen über die Lamina spiralis membranacea. Bonn 1860. Vergl. auch dessen andere Aufsätze in Virchow's Arch., Bd. XIX, und Müller's Archiv vom Jahre 1862.
Denker, A., Vergl. anat. Unters. über das Gehörorgan der Säugetiere nach Korrosionspräparaten und Knochenschnitten. Leipzig 1899.
Dreifuss, R., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Mittelohres und des Trommelfells des Menschen und der Säugetiere. „Morphol. Arbeiten", herausgegeben von G. Schwalbe Bd. II. 1893.
Drüner, L., Über die Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1904.
Eichler, O., Anat. Untersuch. üb. d. Wege des Blutstromes im menschl. Ohrlabyrinth. Abhandl. d. math.-physik. Klasse der Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XVIII. 1892.
Engelmann, Th., Über die Funktion der Otolithen. Zool. Anz. X. Jahrg. 1887.
Eschweiler, R., Zur vergl. Anat. d. Muskeln u. d. Topographie des Mittelohres verschiedener Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIII. 1898.
Fraser, Al., On the development of the ossicula auditus in the higher Mammalia with 5 Plates. Philos. Transact. Royal Soc. London 1882. Vol. 173. p. III.
Gaupp, E., Ontogenese und Phylogenese des schallleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Ergeb. der Anat. u. Entw.-Gesch. VIII. Bd. 1898.
Hammar, J. A., Studien über die Entwickelung des Vorderdarmes u. einiger angrenzenden Organe. I. Abt. Allgem. Morphol. d. Schlundspalten beim Menschen. Entwickelung des Mittelohrraumes und des äusseren Gehörganges. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIX. 1902.
Harrison Spencer, H., On the Perilymphatic Spaces of the Amphibian Ear. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XIX. H. 7/9. 1902.
— — The Homology of the lagena throughout Vertebrates. Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903.
Hasse, C., Die zahlreichen, über sämtl. Hauptgruppen der Wirbeltiere sich erstreckenden Arbeiten dieses Autors finden sich teils in der Zeitschr. f. wissensch. Zoologie (Bd. XVII. u. XVIII), teils in den „Anatomischen Studien", Leipzig 1870—73.
Hellmann, Die Entwickelung des Labyrinthes bei Torpedo ocellata. Verhdl. d. Deutsch. Otolog. Gesellsch. auf der VII. Versamml. zu Würzburg 1898.
Helmholtz, H., Die Lehre von den Tonempfindungen. 4. Aufl. Braunschweig 1878.
— — Die Mechanik der Gehörknöchelchen u. des Trommelfells. Arch. f. d. ges. Physiol. I. S. 1.
Hencke, W., Der Mechanismus der Gehörknöchelchen. Zeitschr. f. rat. Medizin. 1868.
Henle, J., Handbuch der systematischen Anatomie. II. Bd. Eingeweidelehre. 2. Aufl. 1875.
Hensen, V., Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugetiere. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XIII (vergl. auch Arch. f. Ohrenheilkunde, Bd. VI).
— — Bemerkungen gegen die Cupula terminalis. Arch. f. Anat. und Physiol. 1878. (Vergl. auch: Nachtrag dazu. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIII. 1881.)
— — Physiol. des Gehörs. In: Handbuch der Physiol. von L. Hermann. Abteilung: Sinnesorgane, 2. Leipzig 1880. Vergl. auch andere, z. T. die Wirbellosen betreff. Arbeiten dieses Autors (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII, XVI).
Hoffmann, C. K., Die Beziehung der ersten Kiementasche zu der Anlage der Tuba Eustachii und des Cavum tympani. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.
— — Over de Ontwikkelingsgeschiedenis van het Gehoorgaan en de Morphologische Betukenis van het Gehoorbeentje bij de Reptiliën. Verh. Kon. Akad. DL. LXXVIII. Amsterdam 1889.
Howes, G. B., The presence of a tympanum in the Genus Raja. Journ. of Anat. u. Phys. Vol. XVII.
Huxley, J. H., On the Representatives of the Malleus and the Incus of the Mammalia in the other Vertebrata. Proceed Zool. Soc. London 1869.
Hyrtl, J., Vergl. anat. Unters. über das innere Gehörorgan. Prag 1845.
Iwanzoff, N., Zur Anat. der Knöchelchen des mittleren Ohres bei Amphib. u. Reptil. Anatom. Anz. Bd. IX. 1894.
Kastschenko, N., Das Schicksal d. embryonal. Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. 1887.

Digitized by Google

Keibel, F., Über die Entwickelung des Labyrinth-Anhanges (Recessus labyrinthi oder Ductus endolymphaticus). Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.
Killian, G., Zur vergl. Anat. und Entwickelungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.
— — Die Ohrmuskeln des Krokodiles, nebst vorläufig. Bemerk. über die Homologie des Musculus stapedius u. des Stapes. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXIV. N. F. XVII.
Kingsbury, B., F., Columella auris and Nervus facialis in the Urodel. Journ. Comp. Neurol. Bd. XIII. 1903.
Kingsley, J. S., and Ruddick, W. H., The ossicula auditus and Mammalian Ancestry. Americ. Naturalist. Vol. XXXIII. Nr. 387. 1899.
— — The ossicula auditus. Tufts College Studies No. 6. (Scientif. Series). 1900. (Enth. auch eine grosse Literatur-Übersicht.)
Krause, G., Die Columella der Vögel, ihr Bau und dessen Einfluss auf die Feinhörigkeit. Berlin 1901.
Krause, R., Entwickelungsgeschichte der häutigen Bogengänge. Arch. für mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.
— — Die Endigungsweise des Nerv. acusticus im Gehörorgan. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. auf der X. Versamml. in Berlin vom 19.—22. April 1896.
— — Die Entwickelung des Aquaeductus vestibuli s. Ductus endolymphaticus. Anat. Anz. Bd. XIX. 1901.
Kuhn, Über das häutige Labyrinth der Knochenfische. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIV. 1877.
— — Über das häutige Labyrinth der Amphibien. Ebendaselbst, Bd. XVII. 1880.
— — Über das häutige Labyrinth der Reptilien. Ebendaselbst, Bd. XX. 1882.
Lang, G., Das Gehörorgan der Cyprinoiden mit besonderer Berücksichtigung des Nerven-Endapparates. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII. 1863.
Lavdowsky, M., Unters. über den akust. Endapparat der Säugetiere. Archiv für mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.
Lenhossék, M. von, Beitr. zur Histol. d. Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden 1894. (Vergl. auch den Artikel: „Die Nervenendigungen in den Maculae und Cristae acusticae" in den Anat. Heften v. Merkel und Bonnet. I. Abt. Heft IX. (3. Bd. Heft 2.)
Merkel, Fr., Handbuch der topogr. Anatomie. Bd. I. 3. Lieferung. Braunschweig 1890.
Meyer, P., Études histologiques sur le Labyrinthe membraneux chez les Reptiles et les oiseaux. Paris 1876.
Moldenhauer, W., Die Entwickelung des mittleren und äusseren Ohres. Morp. Jahrb. Bd. III. 1878.
Nusbaum, J., Über das anat. Verhältnis zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei den Cyrinoiden. Zoolog. Anz. Nr. 95. 1881. (Vergl. auch das Literaturverzeichnis über die Schwimmblase.) (Vergl. auch Anat. Anz. XVI. Bd. Nr. 9, wo sich eine Schilderung desselben Verhältnisses bei Cobitis fossilis findet.)
Osawa, G., Vergl. die beim Geruchsorgan aufgeführte Arbeit über Hatteria punctata.
Parker, G. H., The Sense of Hearing of Fishes. American. Naturalist. Vol. XXXVII. 1903.
Peter, Die Ohrtrompeten der Säugetiere u. ihre Anhänge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43. 1894. (Enthält auch eine Literaturübersicht.)
Peter, K., Der Schluss des Ohrgrübchens der Eidechse. Archiv für Ohrenheilkunde. LI. Bd. 1901.
Poli, C., Zur Entwickelung der Gehörblase bei den Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickel. Bd. 48. 1897.
Ranke, J., Das akust. Organ im Ohr der Pterotrachea. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII, und in Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXV. Suppl.-Heft. (Vergl. auch C. Claus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
Retzius, G., Das Gehörlabyrinth der Knochenfische. Stockholm 1872.
— — Zur Kenntnis von dem membranösen Gehörlabyrinth bei den Knochenfischen. Arch. f. Anat. u. Physiol. II. u. III. Heft. 1878.
— — Zur Kenntnis des inneren Gehörorgans der Wirbeltiere. Ach. f. Anat. u. Physiol. 1880.
— — Das Gehörorgan der Wirbeltiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm 1881. II. Das Gehörorgan der Reptilien, Vögel und Säugetiere. Stockholm 1884.
— — Über die peripherische Endigungsweise der Gehörnerven. Biolog. Unters. Stockholm 1881.

Digitized by Google

Retzius, G., Das membranöse Gehörorgan von Polypterus Bichir. Geoffr. und Calamoichthys calabricus J. A. Smith. Ebendaselbst pag. 61—66.
Ridewood, N. G., The Air-Bladder and Ear of British Clupeoid Fishes. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXVI.
Röthig, P., und Brugsch, Th., Die Entwickelung des Labyrinthes beim Huhn. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. LIX. 1901.
Rüdinger, S., Über die Abflusskanäle der Endolymphe des inneren Ohres. Sitz.-Ber. d. math.-phys. Klasse der Kgl. bayer. Akad. d. Wissensch. München 1887.
— — Zur Anat. und Entwickelung des inneren Ohres. Berlin 1888. Verlag der Exped. der „Allgem. med. Centralzeitung."
— — Zur Entwickelung der häutigen Bogengänge des inneren Ohres. Sitz.-Ber. d. math.-physik. Klasse d. Kgl. bayer. Akad. d. Wiss. 1888. Heft 3.
Ruge, G., Das Knorpelskelett des äusseren Ohres der Monotremen — ein Derivat des Hyoidbogens. Morphol. Jahrb. XXV. Bd. 1897.
Sagemehl, M., Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische. III. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1884.
Sakaki, Y., Über die Ohrmuscheln der Ainu. Eine anthropol. Studie. Mitteil. d. Med. Fakultät der K. Japan. Universität zu Tokio. Bd. VI. H. 1. 1902.
Salensky, W., Beitr. zur Entwickelungsgeschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugetieren. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880.
Sarasin, P. und F., Ergebnisse naturw. Forschungen auf Ceylon etc. II Bd. IV. Heft. Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Hindwühle Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden 1890.
Schaefer, K. L., Funktion und Funktionsentwickelung der Bogengänge. Zeitschrift für Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. Bd. VII. 1894.
Schauinsland, H., Vergleiche die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit über Hatteria (schallleitender Apparat.)
Schmidt, Vergl. anat. Unters. über die Ohrmuschel verschiedener Säugetiere. Altenburg, 1902.
Schulze, F. E., Zur Kenntnis der Endigungsweise der Hörnerven bei Fischen und Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1862.
Schwalbe, G., Lehrb. d. Anat. der Sinnesorgane. Erlangen 1887.
— — Ein Beitrag zur Kenntnis der Zirknlationsverhältnisse in der Gehörschnecke. Festschrift zu Carl Ludwig's 70. Geburtstag. Leipzig 1886.
— — Das Darwin'sche Spitzohr beim menschlichen Embryo. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.
— — Inwiefern ist die menschl. Ohrmuschel ein rudimentäres Organ? Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1889.
— — Über den Gehörgangswulst der Vögel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1890.
— — Beitr. z. Anthropologie des Ohres. „Internationale Beitr. zur wissensch. Medizin." Festschrift, Rudolf Virchow gewidmet zur Vollendung seines 70. Lebensjahres. Bd. I. 1891.
— — Über Aurikularhöcker bei Reptilien. Ein Beitrag zur Phylogenese des äusseren Ohres. Anat. Anz. VI. Jahrg. Nr. 2. 1891.
— — Das äussere Ohr (Handb. der Anat. des Menschen in acht Bänden, herausgeg. von K. v. Bardeleben. V. B. 1897.)
Sidoriak, Szymon, Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des endolymphatischen Apparates der Fische. Anat. Anz. Bd. XV. 1898.
Steifensand, Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1835.
Stöhr, Ph., Zur Entwickelungsgeschichte d. Urodelenschädels. Würzb. Habil.-Schrift 1879. Abgedruckt in der Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII.
Tataroff, D., Über die Muskeln der Ohrmuschel und einige Besonderheiten des Ohrknorpels. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1887. (Vergl. auch die Literatur über das Kopfskelett bezügl der Viszeralbogen, Ossicula auditiva etc.)
Thompson, d'Arcy W., On the auditory labyrinth of Orthagoriscus. Dundee 1889
Tröltsch, von, Die Anatomie des äusseren und mittleren Ohres etc. Aus: Lehrbuch der Ohrenheilkunde. VII. Aufl. Leipzig 1881.
Tullberg, T., Das Labyrinth der Fische, ein Organ zur Empfindung der Wasserbewegung. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. Stockholm. Bd. 28. Nr. 15.
Tuttle, A., The relation of the external Meatus, Tympanum and Eustachian Tube to the first visceral cleft. Proc. of the Americ. Acad. of Arts and Sciences 1883—84.
Urbantschitsch, V., Über die erste Anlage des Mittelohres und des Trommelfells Mitt. a. d. embr. Inst. Wien. Heft 1. 1877.

Digitized by Google

Versluys, J., Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XII. H. 2. 1898.
Willy, F., The Development of the Ear and Accessory Organs in the Common Frog. Quart. Journ. of Micr. Science, 1890, and in Studies from the Biolog Laborat. of the Owen's College. Vol. II. Manchester 1890.
Weber, E. H., De aure et auditu hominis et animalium. Lipsiae 1820.
Weil, R., Development of the Ossicula auditus in the Opossum. Annals N. Y. Acad Sci. Vol. XII. No. 5. July 1899.
Wiedersheim, R., Das Kopfskelett der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.
— — Zur Anat. und Physiol. des Phylloductylus europ., mit besonderer Berücksichtigung des Aquaeductus vestibuli der Ascalaboten im allgemeinen. Ebendaselbst Bd. I. 1876
Wright, R., Some preliminary notes on the Anat. of Fishes. Comm. to the Canadian Institute, Toronto 1885.
— — On the Skull and Auditory Organ of the Siluroid Hypophthalmus. Trans. Roy. Soc. Canada, Section IV. 1885.

H. Organe der Ernährung.

Darmkanal und seine Anhangsorgane.

Zähne.

Adloff, P., Zur Entwickelungsgeschichte des Nagetiergebisses. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXII. N. F. XXV.
— — Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems von Sus scrofa domest. Anat. Anz. XIX. Bd. 1901.
— — Zur Frage nach der Entstehung der heutigen Säugetierzahnformen. Zeitschrift für Morphol. u. Anthropol. Bd. V. H. 2. 1903.
Aeby, Ch., Die Architektur unvollkommen geteilter Zahnwurzeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.
Bullowitz, E., Das Schmelzorgan der Edentaten, seine Ausbildung im Embryo und die Persistenz seines Keimrandes bei dem erwachs. Tier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL. 1892.
Beard, J., The Teeth of Myxinoid Fishes. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888.
— — The nature of the teeth of the Marsipobranch Fishes. Zool. Jahrb. (Abt. f. Anat. u. Ontog.), Bd. III. 1889.
Brunn, von, A., Über die Ausdehnung des Schmelzorganes und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.
Burkhardt, R., Das Gebiss der Sauropsiden. Morph. Arb., herausg. von G. Schwalbe. V. Bd. 7. H. 1895.
Carlson, A., Über die Zahnentwickelung bei einigen Knochenfischen. Zoolog. Jahrb. VIII. Bd. 1894.
— — Über den Zahnersatz bei Agama colonorum. Anat. Anz. XI. Bd. 1896.
— — Über die Schmelzleiste bei Sterna hirundo. Anat. Anz. XII. Bd. 1896.
— — Über Zahnentwickelung der diprotodonten Beuteltiere. Zoolog. Jahrb. XII. Bd. 1899.
Chigi, A., Sulla dentatura dell' Hemicentetes semispinosus (Mivart.) Monit. Zool.-Ital. Anno VII. Nr. 11. Novbre. 1896.
— — Intorno ad alcune produzioni epiteliali nel becco dei pappagalli. Anatom. Anz. XXI. 1902.
Cope, E. D., The mechanical Origin of the Sectorial Teeth of the Carnivora. Proc. of the Americ. Assoc. for the Advancement of Science. Vol. XXVI. New York Meeting, August 1887.
— — On the Tritubercular Molar in Human Dentition. Journ. of Morphol. Vol. II. 1888.
Credner, H., Zur Histologie der Faltenzähne paläozoischer Stegocephalen. XX. Bd. d. math.-phys. Kl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1893.
Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée. Tome III.
— — Recherches sur les ossements fossiles. Tome V. Abt. II.
Dewoletzky, R., Neuere Untersuch. über das Gebiss der Säuger. Jahresber. d. k. k. Staats-Obergymnasium in Czernowitz für das Schuljahr 1894/95.
Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel 1884. III. Bd. Heft II.

Digitized by Google

von Ebner, V., Histologie der Zähne mit Einschluss der Histogenese. Scheff, Handb. d. Zahnheilkunde. Heft 3—4. Wien 1890.
Fleischmann, A., Die Grundform der Backzähne bei Säugetieren und die Homologie der einzelnen Höcker. Sitz.-Ber. der K. Prenss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1891.
Flower, Lectures on Odontology. Brit. Med. Journ. 1871.
Giebel, Odontographie. 1855.
— — Mammalia, Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tierreiches.
Gysi, A., und Röse, C., Sammlung von Mikrophotographien zur Veranschaulichung der Struktur der Zähne des Menschen. Selbstverlag von A. Gysi in Zürich.
Harrison, H. S., The Development and Succession of Teeth in Hatteria punctata. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 44, N. S. 1901. Vergl. auch Anat. Anz. XX. Bd. 1901.
Heinecke, Unters. über die Zähne niederer Wirbeltiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIII. 1873.
Hensel, R., Über Homologien und Varianten in den Zahnformeln einiger Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.
Hertwig, O., Über das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für d. Genese des Skelettes der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1874. (Vergl. auch das Hautskelett.)
Huxley, T. H., On the cranial and dental characters of the Canidiae. Proceed. Zool. Soc. of. London. No. XVI. 1880.
Jacoby, M., Die Hornzähne der Cyklostomen etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43. 1894.
Kathariner, L., Die Mechanik des Bisses der solenoglyphen Giftschlangen. Biol. Zentralbl. Bd. XX, Nr. 2. 1900. (Vergl. auch die Bemerkungen dazu von O. Thilo: Ergänzungen zu meiner Abhandlung „Sperrvorrichtungen im Tierreiche". Biol. Zentralbl. XX. Bd. 1900.
Kükenthal, W., Einige Bemerkungen über die Säugetierbezahnung. Anatom. Anz. VI. Jahrg. 1891. (Vergl. auch dessen grosse Monographie über die Waltiere.)
— — Zur Dentitionenfrage. Anat. Anz. X. u. XI.
— — Zur Entwickelungsgeschichte des Gebisses von Manatus. Anat. Anz. XII. Bd. 1896.
— — Vergl. anat. u. entwicklgesch. Untersuchungen an Sirenen. In: Zool. Forsch.-Reisen in Australien etc. von R. Semon. IV. Bd. 1. Lief. 1897.
Laaser, P., Die Entwickelung der Zahnleiste bei den Selachiern. Anatom. Anzeiger. XVII. Bd. 1900.
Leche, Studien über das Milchgebiss und die Zahnhomologie bei den Chiropteren. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 43.
— — Über Hornzähne bei einem Säugetiere. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.
— — Studien über die Entwickelnng des Zahnsystems bei den Säugetieren. Morpholog. Jahrb. XIX. Bd. 1892. (Vergl. auch den Nachtrag dazu im XX. Bd.)
— — Die Entwickelung des Zahnsystems der Säugetiere. Compte rendu des Séances du troisième Congrès internat. de Zoolog. Leyde 16—21 Septbre. 1895.
— — Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere etc. I. Tl. Ontogenie. Bibliotheca zool. Stuttgart 1895. Vergl. auch die Besprechung dieses Werkes durch G. Ruge im Biol. Zentralbl. Bd. XVI. 1896. II. Tl. Phylogenie. H. 1. Die Familie der Erinaceidae. Stuttgart 1902.
— — Über Zahnwechsel bei Säugetieren in erwachsenem Zustand. Zool. Anz. Bd. XXVII. 1904.
Leydig, F., Lehrb. d. Histologie d. Menschen u. d. Tiere. Frankfurt 1857.
— — Über die Molche der württembergischen Fauna. Arch. f. Naturgesch. Bd. XXXIII. 1877.
— — Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
Marsh, O. C., American jurassic Mammals. Americ. Journal of Science. Vol. XXXIII. 1887.
Meckel, J., System der vergl. Anat. Bd. IV.
Meuron, P. de, Sur le développement de l'oesophage. Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences. Paris 1886.
Müller, J., Über eine eigentümliche Bewaffnung d. Zwischenkiefers d. reifen Embryonen der Schlangen u. Eidechsen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1841.
Oppel, A., Vergl. das auf sämtl. Wirbeltiere sich erstreckende, b. d. Lehr- u. Handbüchern aufgeführte Lehrbuch d. vergl. mikr. Anatomie.
Osborn, H. F., Evolution of Mammalian Molars to and from the Tritubercular Type. Americ. Naturalist. Decbr. 1888. Vergl. auch die Mitteilungen im Americ. Natural. von 1893.
— — The history and homologie of the human molar cusps. Anatom. Anz. VII. Jahrg. 1892.

Digitized by Google

Osborn, H. F., and Wortmann, J. L., Fossil Mammals of the Lower Miocene White River Beds. Collection of 1892. Bull. Americ. Mus. of Nat. History, Vol. VI. 1894.
— — and Earle, Ch., Foss. Mammals of the Puerco Beds. Collection of 1892. Ebendaselbst Vol. VII. 1895.
— — The Rise of the Mammalia in North-America. Stud. from the Biolog. Laboratories of Columbia College. Zoology. Vol. I. No. 2. (Behandelt im wesentlichen das Säugetiergebiss.)
— — The History of the Cusps of the Human Molar Teeth. Internat. Dental Journal, July 1895.
— — Trituberculy: A Review dedicated to the late Prof. Cope. American Naturalist. Decbr. 1897.
Osborn, H., Homoplasy as a law of latent or potential Homology. Americ. Naturalist. Vol. XXXVI, No. 424/25. 1902.
Owen, R., Odontography (mit Atlas). London 1840—45.
— — Anatomy of Vertebrates. London 1866—68.
Peters, W., Über die Batrachiergattung Hemiphractus. Monat. Berichte der K. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1862.
Pondrelli, M., Sul callo embrionale dei Sauropsidi. Anatom. Anz. XXIV. Bd. 1903.
Pouchet, G., et Chabry, L., Contrib. à l'odontologie des Mammiferes. Journ. de l'anat. et de la physiol. Tom. XX. 1884.
Poulton, E. B., True Teeth in the young Ornithorhynchus paradoxus. Royal Soc. London 1888.
— — The True Teeth and the Horny Plates of Ornithorhynchus. Quart. Journ. Microsc. Science. Vol. XXIX. Nr. 5. 1888.
Römer, O., Zahnhistolog. Studie. I. Tl. Die Koelliker'schen Zahnbeinröhrchen und Tomes'schen Fasern. II. Tl. Nerven im Zahnbein. Strassburg i. E. 1899. (Habilit.-Schrift.)
Röse, C., Über die Entwickelung der Zähne des Menschen. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXVIII. 1891.
— — Über die Zahnentwickelung der Reptilien. Deutsche Monatschrift f. Zahnheilkunde. 1892. X. Jahrg. 4. Heft.
— — Über die Entstehung und Formabänderungen der menschlichen Molaren. Anatom. Anz. VII. Jahrg. 1892. Nr. 13 u. 14.
— — Über die schmelzlosen Zahnrudimente d. Menschen. Verhdl. d. deutsch. odontolog. Gesellsch. Bd. IV. Heft 1 u. 2.
— — Zur Zahnentwickelung der Edentaten. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.
— — Über die Zahnentwickelung der Beuteltiere. Ebendaselbst.
— — Über die Zahnleiste und die Eischwiele der Sauropsiden. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.
— — Zur Phylogenese des Säugetiergebisses. Biol. Zentralbl. XII. Bd. (Vergl. auch das in dieser Abhandl. enthalt. Literaturverzeichnis.)
— — Über Zahnbau und Zahnwechsel der Dipnoër. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.
— — Über die Zahnentwickelung von Phascolomys Wombat. Sitz.-Ber. der K. Preuss. Acad. Wissensch. z. Berlin. XXXVIII. 1893.
— — Das Zahnsystem der Wirbeltiere. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, herausgeg. von Merkel und Bonnet. 1894. (Enthält ein 228 Nummern umfass. Literaturverzeichnis.)
— — Überreste einer vorzeitigen prälaktealen und einer 4. Zahnreihe beim Menschen. Österr.-Ungar. Viertelj. Schr. f. Zahnheilkunde. Jahrg. 11. Heft 11.
— — Über die Zahnentwickelung vom Chamäleon. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893.
— — Über die Zahnentwickelung der Fische. Ebendaselbst, IX. B. 1894. 1. Über den Zahnbau und Zahnwechsel von Elephas indicus. 2. Über die Zahnentwickelung der Krokodile. Morph. Arbeiten. Bd. III. H. 2. 1894. 3. Beitr. z. Zahnentwickelung d. Schwanzmolche. Ebendaselbst. Bd. IV. 1895. 4. Über die Zahnentwickelung von Chlamydoselachus anguineus Garm. Ebendaselbst.
— — Über die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. XIII. Bd. 1897.
Rosenberg, E., Über Umformungen an den Incisivi der zweiten Zahngeneration beim Menschen. Morph. Jahrb. XXII. Bd. 1895.
Ryder, J. A., On the Evolution and Homologies of the Incisors of the horse. Proceed. of the Acad. of nat. science of Philadelphia. 1877.
— — The mechanical Genesis of Tooth-Forms. Proceed. Acad. Philadelphia. p. 45. 1878.
Schaulnsland, H., vergl. die bei der Wirbelsäule aufgeführte Arbeit über Hatteria.
Scheidt, P., Morphologie und Ontogenie des Gebisses der Hauskatze. Morph. Jahrb. XXI. Bd. 1894.

Digitized by Google

Schlosser, M., Beitr. zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Huftiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer. Morph. Jahrb. Bd. XII. 1886.
— — Über die Deutung des Milchgebisses der Säugetiere. Biol. Centralbl. X. Bd.
— — Die Differenzierung des Säugetiergebisses. Biol. Centralbl. X. 1890.
— — Bemerkungen zu Leches Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. Anat. Anz. XIII. Bd. 1897.
Schwalbe, G., Über Theorien der Dentition. Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der VIII. Vers. in Strassburg vom 13.—16. Mai 1894.
Selenka, E., Die Rassen u. der Zahnwechsel des Orang-Utan. Sitz.-Ber. d. K. Preuss. Acad. d. Wissensch. in Berlin, physik.-math. Kl. XVI. 1896.
Semon, R., Die Zahnentwickelung des Ceratodus Forsteri. Zool. Forschungsreisen in Australien u. d. Malayischen Archipel, Bd. I. (Jenaische Denkschr. IV.) 1899.
Sirena, S., Über den Bau und die Entwickelung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg 1871.
Sluiter, C. Ph., Über den Eizahn und d. Eischwiele einiger Peptilien. Morph. Jahrb. XX. Bd. 1893.
Stach, J., Über die Entstehung des Ersatzgebisses und der Backenzähne bei den Säugetieren. Bull. Acad. Scienc. de Cracovie. Juin 1904.
Sternfeld, B., Über die Struktur des Hechtzahnes, insbesondere die des Vasodentins Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. 1882.
Studnička, E. K., Über einige Modifikationen des Epithelgewebes (Schmelzpulpa der Wirbeltier-Zahnanlage, der Hornzähne der Cyklostomen, die Epidermis von Ophidium barbatum etc.. Sitz.-Ber. d. K. Böhm. Gesellsch. d. Wissensch., math.-naturwiss. Kl. 1899.
Terra, M. de, Beitr. zu einer Odontographie der Menschenrassen. Berlin 1905.
Thomas, O., On the Dentition of Ornithorhynchus. Proc. Royal Soc. Vol. 46. 1889.
Tims, Marett H. W., On the Tooth-genesis on the Canidae. Linn. Soc. Journ. Zool. Vol XXV.
— — The Evolution of the Teeth in the Mammalia. Journal Anatom. and Physiolog. Vol. XXXVII.
Tomes, Ch., Die Anat. der Zähne des Menschen und der Wirbeltiere. Ins Deutsche übers. von L. Holländer. Berlin 1877.
— — Development of Teeth of Batrachia and Lizards. — Developm. of Teeth of Ophidia. Philos. Transact. 1875.
— — Development of Teeth of Selachii and Teleostei. Philos. Transact. 1876.
Topinard, P., De l'évolution des molaires et prémolaires chez les Primates et en particulier chez l'homme. In „L'anthropologie" T. III, Nr. 6. Paris 1892
Treuenfels, P., Die Zähne von Myliobatis aquila. Inaug.-Dissert. Basel 1896.
Waldeyer, W., Bau und Entwickelung der Zähne. In: Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.
Weber, M., Die Säugetiere. Jena 1904.
Wiedersheim, R., Salamandrina perspicillata. Vers. einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875.
Wilson, J. T. and Hill, J. P., Observations upon the Development and Succession of the Teeth in Perameles; together with a Contribution to the Discussion of the Homol. of the Teeth in Marsupias Animals. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 39. N. S. 1897.
Windle, B. C. A. and Humphreys, J., Man's lost incisors. Journ. of Anat. and Philos. Vol. XXI. 1887.
Woodward, M. F., On the Milk-Dentition of Procavia (Hyrax) Capensis and of the Rabbit (Lepus cuniculus) with Remarks on the Relation of the Milk and Permanent Dentitions of the Mammalia. Proceed. Zool. Soc. London, January 5. 1892. (Enthält auch eine Übersicht über die ältere odontologische Literatur.)
— — Contrib. to the Study of Mammalian Dentition. Part. I. On the development of the Teeth of the Macropodidae. Proceed. Zool. Soc. London 1893.
— — On the Milk Dentition of the Rodentia with a Description of a vestigial Milk Incisor in the Mouse (Mus musculus). Anat. Anz. IX. Bd 1894.
— — On the Teeth of the Marsupialia, with especial Reference to the Premilk Dentition. Anat Anz. XII. 1896.
— — Part II. On the Teeth of certain Insectivora. Proc. Zool. Soc. London 1896.
Zograff, N., Über die Zähne der Knorpelganoiden. Biol. Centralbl. VII. Bd. 1887. (Vergl. auch den Nachtrag hierzu ebendaselbst.)
Zuckerkandl, E., Anatomie der Mundhöhle mit besonderer Berücksichtigung d. Zähne. Wien 1891.

Digitized by Google

Mundhöhlendrüsen.

Bermann, Über tubulöse Drüsen in den Speicheldrüsen. Inaug.-Dissertation. Würzburg 1878.
Born, G., Über die Nasenhöhlen und den Tränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
— — Die Nasenhöhlen und der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere. 3 Abhandl. Ebendaselbst. Bd. V u. VIII.
Cloquet, Organisation des voies lacrymales chez les serpents. Mém. du muséum d'hist. nat. 1821.
Dugès, A.. Rech. anat. et physiol. sur la déglutition dans les reptiles. Annal. d. scienc. nat. 1827.
Duvernoy, Mém. sur les caractères tirés de l'anatomie pour distinguer les serpents venimenx des serpents non venimeux. Ann. d. scienc. nat. 1832.
Ebner, V. von, Die azinösen Drüsen der Zunge etc. Graz 1873.
Favaro, G., Le Pieghe laterali del Solco vestibolare inferiore della bocca nei mammiferi. Atti R. Istit. Veneto di Scienze, Letteri ed Arti. T. LIX. parte II. 1899-1900.
Fischer, J. G., Anat. Notizen über Heloderma horridum Wiegm. Verhandl. d. Vereins für naturwiss. Unterhaltung zu Hamburg. Bd. V.
Gaupp, E., Anat. Untersuch. über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XIV. 1888.
Giacomini, E., Sulle Glandule Salivari degli Uccelli. Monitore Zool. Ital. Anno I. 1890.
— — Sulle cosi dette glandule salivari dei Petromizonti. Annal. d. Facoltà di Medicina dell' Università di Perugia e Memorie dell' Accad. Medico-Chir. di Perugia. Vol. XII. Fasc. 3—4. 1900.
Illing, G., Vergl. makroskop. und mikroskop. Untersuchungen über die submaxillaren Speicheldrüsen der Haussäugetiere. Anat. Heft. 70./80. H. (Bd. XXVI, H. 2/3.) 1904.
Henle, J, Handb. d. systemat. Anat. Bd. II. Eingeweidelehre. 2. Aufl. 1875.
Holl, M., Über das Epithel in der Mundhöhle von Salamandra maculosa. Sitz.-Bericht der Kais. Akad. der Wissenschaften. XCII. Bd. III Abteil. Juli-Heft. Jahrg. 1885. Wien.
Holm, J. F., Some notes on the Histol. of the Poison Glands of Heloderma suspectum. Anat. Anz. XIII. u. XIV. Bd. 1897.
Leydig, F., Anat.-histol. Unters. über Fische u. Reptilien. Berlin 1853.
— — Über die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.
Löwenthal, N., Zur Kenntuis der Gl. submaxillaris einiger Säugetiere. Anat. Anz. Bd. IX u. X.
Meckel, J., System der vergl. Anat. Bd. IV.
Meyer, A. B., Über den Giftapparat der Schlangen. Monats-Ber. Berl. Akad. 1869.
Müller, J., De glandul. sec. struct. penit. 1830.
Podwisotzky, V., Anat. Unters. über die Zungendrüseu des Menschen und der Säugetiere. Inaug.-Dissert. Dorpat 1878.
Reichel, P., Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1882.
Schlegel, Essai sur la physiognomie des serpens. La Haye 1837.
Seiler, R. von, Die Zungendrüsen vou Lacerta. Festschrift für Leuckart. Leipzig. 1892.
Vinllanes, H., Observ. sur les glandes saliv. chez l'Echidué (Echidna hystrix). Annal. d. scienc. natur. Sér. VI. T. VII.
West, G. S., On the buccal Glands and Teeth of certain poissonous Snakes. Proc. Zool. Soc. London. 1895.
Wiedersheim, R., Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII.
— — Das Kopfskelett der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.
Zumstein, J. J., Über die Unterkieferdrüsen einiger Säuger. I. Anat. Teil. Habilit.-Schrift. Marburg 1891.

Zunge.

Ludwig Ferdinand, Prinz von Bayern, Zur Anat. der Zunge. Eine vergleichend-anat. Studie. München 1884.
Gaupp, E., Über den Muskelmechanismus bei den Bewegungen der Froschzunge. Anat. Anz. XIX. Bd. Nr. 16. 1901.

Digitized by Google

Gegenbaur, C., Über die Unterzunge des Menschen u. der Säugetiere. Morph. Jahrb. Bd. IX. 1884.
— — Beitr. z. Morphologie der Zunge. Ebendaselbst. Bd. XI. 1886.
— — Zur Phylogenese der Zunge. Ebendaselbst. XXI. Bd. 1894.
Hammar, J. A., Notiz über die Entwickelung der Zunge und der Mundspeicheldrüsen beim Menschen. Anat. Anz. XIX. Bd. Nr. 22. 1901.
Kallius, E., Beitr. zur Entwickelung der Zunge. I. Teil. Amphibien und Reptilien. Anat. Hefte, herausg. von Merkel u. Bonnet. I. Abt. H. LII—LIII. (XVI. Bd. H. 3—4.) II. Teil. Ebendaselbst. I. Abt. H. LXXXV. (XXVIII. Bd. H. 2.)
Kükenthal, W., vergl. dessen Monographie über die Cetaceen. (Enthält u. a. eine genaue Schilderung der Cetaceen-Zunge.)
Minot, Charles Sedgwick, Studies on the tongue. Anniversary memoirs of the Boston Society of natural history. Boston 1880.
Münch, Fr., Die Topographie der Papillen der Zunge des Menschen und der Säugetiere. Morph. Arb. VI. Bd. 3. Heft. 1897.
Nusbaum, J., Structure de la lysse et rudiment de la sous-langue chez les carnivores. Resumé einer in polnischer Sprache geschrieb. grösseren Arbeit. Bullet. de l'Acad. des Sciences de Cracovie. Décembre 1895.
— — und Markowski, Z., Zur vergl. Anat. der Stützorgane in der Zunge der Säugetiere. Anat. Anz. XII. u. XIII. Bd.
— — Vergl.-anatom. Untersuchungen über die Sublingua, Septum linguae und Lyssa der Säugetiere. Anz. d. Akad. d. Wissensch. in Krakau. Dezbr. 1898.
Oppel, A., Über die Zunge der Monotremen, einiger Marsupalier und von Manis javanica. Aus: Semon, Zoolog. Forschungsreisen in Ausstralien und dem Malayischen Archipel. Bd. IV. Jen. Denkschr. Bd. VII. 1899.
— — Zur Topographie der Zungendrüsen des Menschen und einiger Säugetiere. Festschr. z. 70. Geburtstag von Kupffer's. Jena 1899.
— — Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anatomie der Wirbeltiere. T. 3. 1900.
Poulton, E., The tongue of Perameles nasuta with some suggestions as to the origin of Taste Bulbs. Quart. Journ. of microsc. Science. Vol. XXIII. N. F. 1883.
— — On the Tongues of the Marsupialia. Proc. Zool. Soc. of London. 1883.
Vergl. auch die verschiedenen Monographien, die Handbücher der systematischen Zoologie und vergleichenden Anatomie. Ferner die von C. H. Hoffmann bearbeiteten Amphibien und Reptilien in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, sowie die früher schon zitierten Arbeiten R. Wiedersheim's über Amphibien und Reptilien, z. B. Salamandrina perspicillata etc.; ferner die Aufsätze Leydig's und die Arbeit H. Gadow's über die vergleich. Anatomie des Verdauungssystemes der Vögel (Jenaische Zeitschr. Bd. XIII. N. F. VI). Ferner M. Holl, Zur Anatomie der Mundhöhle von Rana temp. Sitz.-Ber. d. K. Akad. der Wissensch. XCV. Bd. III. Abteil. Wien 1887.
Vergl. auch Giebel, Die Zunge der Vögel und deren Gerüst. Zeitschr. d. ges. Naturw. 1859. Bd. IX mit vielen Abbild. etc.
Tokarski, J., Neue Tatsachen zur vergl. Anatomie der Zungenstützorgane der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. XXV. 1904.

Glandula thyreoidea und thymus [1]).

Afanassiew, B., Über Bau und Entwickelung der Thymus der Säugetiere. Arch. für mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
Anderson, O. A., Zur Kenntnis der Morphologie der Schilddrüse. Arch. f. Anat. und Physiol. (Anat. Abt.) 1894. (Enthält eine Literaturübersicht.)
Antipa, G., Über die Beziehungen der Thymus zu den sog. Kiemenspaltenorganen bei Selachiern. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.
Beard, J., The Development and probable Functiou of the Thymus. Anat. Anz. IV. Bd. 1894. vergl. auch: The True Function of the Thymus. The Lancet, January 1899.
— — The Source of Leucocytes and the true Function of the Thymus. Anatom. Anz. XVIII. Bd. 1900.
— — The Origin and Histogenesis of the Thymus in Raja batis. Zool. Jahrb. Abteil. f. Anat. u. Ontog. XVII. Bd. 1.—2. H. 1902.

[1]) Über die „Glandula carotica" vergl. die Literatur über das periphere Nervensystem.

Digitized by Google

Bemmelen, J. F. van, Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886. (Vergl. auch das grosse, bei der Gesamtliteratur der Reptilien aufgeführte Werk desselben Autors.)
— — Über die Supraperikardialkörper. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.
Blum, F., Zur Physiologie der Schilddrüse. Verhandl. des XVII. Kongresses für Innere Medizin 1899.
— — Zur Chemie und Physiologie der Jodsubstanz der Schilddrüse. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 77. 1899.
Blumenreich, L. und Jakoby, M., Experiment. Untersuch. über die Bedeutung der Schilddrüse und ihrer Nebendrüsen für den Organismus. Berliner klin. Wochenschr. 1896. Nr. 15.
Born, G., Über die Derivate der embryonalen Schlundbögen und Schlundspalten bei Säugetieren. Vortrag in der mediz. Sektion der schlesischen Gesellschaft für vaterl. Kultur. 1. Dezbr. 1882. Abgedr. in d. Breslauer ärztl. Zeitschr. Nr. 24. 23. Dezbr. 1882. (Handelt auch von der Thymus.)
— — Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen etc Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXII. 1883.
Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Mitteilg. aus der zool. Station zu Neapel. Bd. V, VI u. VII. 1884—87.
Ecker, A., Blutgefässdrüsen. Wagner's Handwörterbuch für Physiologie. IV.
Fischelis, Phil., Beitrag zur Kenntnis der Grandula thyreoidea und Glandula Thymus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV, 1885. (Enthält die gesamte ältere Literatur.)
Fol, A., Über die Schleimdrüsen oder den Endostyl der Tunikaten. Morphol. Jahrbuch. Bd. I. 1876.
Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
Groschuff, K., Bemerkungen zu den vorläuf. Mittl. von Jacoby: Über die Entwickel. der Nebendrüsen, der Schilddrüse und der Karotidendrüse. Anatom. Anz. XII. Bd. 1896.
— — Über das Vorkommen eines Thymussegmentes der vierten Kiementasche beim Menschen. Ebendaselbst. XVII. Bd. 1900.
Guiard, J., Étude sur la glande thyroïde dans la série des vertébrés et en particulier chez les sélaciens. Thèse de médecine. Paris 1896.
Hammer, A., Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse. Anat. Anz. XXVII. Bd. 1905. (Enth. ein umfassendes Literaturverzeichnis).
Herrmann, G., et Verdu, P., Notes sur l'anatomie des corps post-branchiaux Trav. Stat. Zool. Wimereux T. VII. 1899.
— — Persistance des corps post-branchiaux chez l'homme. Comptes rendus des séances de la Société de Biologie. Séance du 4. Novbre. 1899.
— — Notes sur les corps post-branchiaux des Caméliens. Comptes rendus. Des séances de la Société de Biologie. (Séance du 10 Novbre. 1900.)
His, W., Anat. menschl. Embryonen. Mit Atlas. Leipzig 1880—85.
Jakoby, M., Über die mediane Schilddrüsenanlage bei Säugern (Schwein). Anat. Anz. X. Bd. 1894.
— — Über die Entwickelung der Nebendrüsen, der Schilddrüse und der Karotidendrüse. Ebendaselbst Bd. XII. 1896.
Johnstone, J., The Thymus in the Marsupials. Linnean Soc. Journal-Zoölogy. Vol. XXVI. 1898.
Julien, Ch., Quelle est la valeur morphologique du corps thyreoïde des Vertébrés? Bull. Acad. Royale de Belgique. Tom. III. 1887.
Kallius, E., Die mediane Thyreoideaanlage und ihre Beziehung zum Tuberculum impar. Anat. Anz. Ergänz.-Heft zum XXIII. Bd. 1903.
Kastschenko, N., Das Schicksal d. embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. 1887.
Koelliker, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.
— — Gewebelehre.
Kohn, A., Studien über die Schilddrüse. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 44. 1895.
Langendorff, O., Ältere und neuere Ansichten über die Schilddrüse. Biol. Centralbl. Bd. IX. 1889.
Livini, F., Organi dell sistema timotiroideo nella Salamandrina perspicillata. Arch. ital. di Anat. e di Embr. Vol. I. 1902.
Maurer, F., Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1885.
— — Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XIII. 1887.

Digitized by Google

Maurer, F., Die Derivate der Schlundspalten bei der Eidechse. Verhandl. der Anat. Gesellsch. zu Kiel 1898.
— — Die Schlundspaltenderivate von Echidna. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. XIII. Vers. zu Tübingen 1899.
Meyer, S., Zur Lehre von der Schilddrüse und Thymus bei den Amphibien. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888.
Meuron, P. de, Recherches sur le développement du Thymus et de la glande thyreoïde. Inaug.-Dissert. Genève 1886. (Eine bezüglich der Gruppierung und erschöpfenden Behandlung des Stoffes vortreffliche Arbeit, welche auch ein ausgedehntes Literaturverzeichnis enthält.)
Müller, W., Über die Hypobranchialrinne der Tunikaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und den Cyklostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. VII.
— — Über die Entwickelung der Schilddrüse. Ebendaselbst Bd. VI.
— — Die Hypobranchialrinne der Tunikaten. Ebendaselbst Bd. VII.
Norris, H. N., The origin of the so-called „ventraler Kiemenrest" and of the Corpus propericardiale of the Frog. Anat. Anz. XXI. Bd. 1902.
Nusbaum, J., u. Prymak, Th., Die Entwickelungsgeschichte der lymphoiden Elemente der Thymus bei den Knochenfischen. Anat. Anz. XIX. Bd. 1901.
Otto, M., Beitr. z. vergl. Anatomie d. Gl. thyreoidea und thymus der Säugetiere nebst Bemerkungen über die Kehlsäcke von Lemur varius und Troglodytes niger. Inaug.-Diss. Freiburg i/B. 1897.
Pensa, A., Ancora a proposito di una particolarità di struttura del timo ed osservazioni sullo sviluppo del timo negli anfibi anuri. Bull. Soc. Med. Chir. Pavia. Seduta 22. Gennaio 1904.
Peter, K., Mitteilungen zur Entwickelungsgeschichte der Eidechse. II. Die Schlundspalten in ihrer Anlage, Ausbildung und Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LVII. Bd. 1901.
Platt, J., The development of the Thyroid Gland and of the Suprapericardial Bodies in Necturus. Anat. Anz. XI. Bd. 1896.
Remak, Untersuch. über Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin 1855.
Roud, A., Contr. à l'Étude de l'origine et l'Évolution de la Thyréoide et du Thymus chez le campagnol. Bull. Soc. Vaudoise des Scienc. nat. Vol. 36. 1901.
Schneider, A., Beitr. zur vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879. (Gl. thyreoidea von Ammocoetes.)
Schultze, M, Die Entwickelungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatscappij der wetenschappen te Haarlem, II. verzameling D. 12. 1856. (Preisschrift) 8. 28.
Seessel, A., Zur Entwickelungsgeschichte des Vorderdarmes. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1877.
Simon, J., A physiological essay on the thymus gland. London 1845.
Stannius, H., Handbuch der Zootomie. Berlin 1854.
Stieda, L., Unters. über die Entwickelung der Glandula thymus, thyreoidea und carotica. Leipzig 1881.
Stöhr, Ph., Über die Thymus. Sitzungsbericht d. Physik.-Mediz. Gesellschaft. Würzburg, 8. Juni 1905.
Symington, J., Über Thyreoidea, Glandulae parathyreoideae und Thymus beim dreizehigen Faultier (Ai, Bradypus tridactylus). Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Suppl.-Bd. 1897.
— — The Thymus Gland in the Marsupalia. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXII. 1898.
Verdun, P., Derivés branchiaux chez les Vertébrés supérieurs. Toulouse 1898. (Enthält u. a. sehr viele Literaturangaben).
Watney, H., The minute anatomy of the Thymus. Philos. Transact. Royal Soc. p. III. 1882.
Wölfler, A., Über die Entwickelung der Schilddrüse. Berlin 1880.
Zuckerkandl, E., Die Entwickelung der Schilddrüse und der Thymus bei der Ratte. Anat. Hefte. LXVI. H. (XXI. Bd. H. 1.) 1903.

Abgesehen von den grösseren embryologischen und vergl. anatomischen Werken, die ich gleich zu Anfang dieses Literaturverzeichnisses namhaft gemacht habe, will ich noch einmal an folgende, ebenfalls früher schon zitierte Quellen erinnern und weitere hinzufügen:

Digitized by Google

Darm, Magen, Leber, Pankreas.

Fische und Dipnoër.

Ayers, H., Beitr. z. Anat. u. Phys. d. Dipnoër. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. N. F. XI. Bd. 1885.

Balfour (Elasmobranchier), Balfour und Parker (Lepidosteus), Leydig (Rochen und Haie, Fische und Reptilien), Lungerhans (Amphioxus und Petromyzon), J. Müller (Vgl. Anatomie d. Myxinoiden, Bau u. Grenzen der Ganoiden), Rolph (Amphioxus), Schneider (Amphioxus, Petromyzon).

Blanchard, R., Mitteil. über d. Bau u. die Entwickelung der sogen. fingerförm. Drüse bei den Knorpelfischen. Mitteil. aus d. embryol. Institute a. d. Universität Wien, I. p. 1878.

Bluntschli, H., Der feinere Bau der Leber von Ceratodus forsteri. Semon's Forsch.-Reisen. Bd. I. Jenaische Denkschr. Bd. IV. 1904.

Brachet, A., Rech. sur le Developpement du Pancreas et du foie (Sélaciens, Reptiles, Mammifères). Journ. de l'Anat. et de la Physiol. XXXIIe année. 1896. (Vgl. auch Anat. Anz. XIII. Bd. 1897.)

— — Sur le développement du foie et sur le pancréas de l'Ammocoetes. Anatom. Anz. XIII. Bd. 1897.

Braus, H., Untersuch. zur vergl. Histologie der Leber der Wirbeltiere. Aus Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. II. (Jen. Denkschr. Bd. V.) 1896.

Cattaneo, G., Struttura e sviluppo dell' intestino dei pesci. Bolletino scientifico. No. 1. Marzo 1886, Pavia.

— — Sulla formazione delle cripte intestinali negli embrioni del Salmo salar. Rend. del R. Istit. Lomb. Serie II, vol. XIX, Fasc. IX. Milano 1886.

— — Istologia e sviluppo del Tubo digerente dei pesci. Milano 1886. (Enthält ein ausführliches Literatur-Verzeichnis.)

— — Sull esistenza delle glandule gastriche nell' Acipenser sturio e nella Tinca vulgaris. Rend. Istit. Lomb. Vol. XIX. 1886.

— — 1. Ulteriori ricerche sulla struttura delle glandule peptiche dei selaci, ganoidi e teleostei. 2. Sul significato fisiologico delle glandule da me trovate nello stomaco dello Sturione e sul valore morfologico delle loro cellule. Bollet. scientif. No. 3 u. 4. Pavia 1886.

— — Sullo stomaco del Globiocephalus Svineval Flow. e sulla digestione gastrica nei delfinide. Atti Soc. Ing. di Sc. Nat. Vol. V, 1894.

— — Sul tempo e sul modo die formazione delle appendica piloriche nei Salmonidi. Monit. zool. Italiano. Anno XI. (Supplem.) Decembre 1900.

Choroushitzky, B., Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse u. d. Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. Anatom. Hefte. XLII XLIII. Heft. 13. Bd. II. II III. 1906.

Edinger, Über die Schleimhaut des Fischdarmes etc. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.

Franz, K., Über die Entwickelung von Hypochorda und Ligamentum longitudinale ventrale bei Teleostiern. Morph. Jahrb. Bd. XXV. 1897.

Goeppert, E., Die Entwickelung des Pankreas der Teleostier. Morph. Jahrb. XX. Bd. 1893.

Gulland, J. L., The minute Structure of the digestive tract of the Salmon and the changes which occur in it in fresh water. Report of the Fishery Board for Scotland 1898 p. 1—10. Ref. v. H. E. Ziegler im „Zool. Centralbl.". V. 1898.

Hammar, J. A., Über einige Hauptzüge der ersten embryonalen Lebereutwickelung. Anat. Anz. Bd. XIII. 1897.

— — Zur Kenntnis d. Leberentwickelung bei Amphioxus. Ebendaselbst. Bd. XIV. 1898.

Helbling, H., Über den Darm einiger Selachier. Anat. Anz. Bd. XXII. 1903.

Helly, K., Der accessorische Ausführungsgang des Pankreas. Zentralbl. f. Physiologie vom 4. Febr. 1899. Heft 23. Vergl. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. 56. 1900.

Hering, E., Über den Bau der Wirbeltierleber. Wiener Sitz.-Ber. Bd. LIV. I. Abteil. 1866.

— — Über den Bau der Wirbeltierleber. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.

— — Von der Leber. Stricker's Handb. d. Lehre von den Geweben. 1871.

Holm, J. F., Über den feineren Bau der Leber bei den niederen Wirbeltieren. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. X. Bd. 1897.

Digitized by Google

Howes, G. B., On the Intestinal Canal of the Ichthyopsida, with especial reference to its Arterial Supply and the Appendix Digitiformis. Linn. Soc. Journ. Vol. XXIII.
Kreuter, E., Über den soliden Ösophagus der Selachier. Aus dem anatom. Institut der Universität München. Erlangen 1903. (Behandelt auch die übrigen Hauptgruppen der Wirbeltiere.)
Krukenberg, Versuche zur vergl. Physiologie d. Verdauung etc. Unters. a. d. physiol. Inst. der Univ. Heidelberg, Bd. I.
Kupffer, C. von, Über die Entwickelung von Milz und Pankreas. München. Medizin Abhandlg. Arbeiten aus dem anat. Institute. Herausgeg. von C. v. Kupffer und N. Rüdinger. VII. Reihe. 4. Heft München 1892.
— — Über das Pankreas bei Ammocoetes. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München. Heft II/III. 1893.
Laguesse, E., Développement du pancréas chez les poissons osseux. Comptes rendus hebdomadaires de la Société de Biologie. Jahrg. 1889 und 1890.
— — Structure du pancréas et pancréas intrahépatique chez les poissons. Compt. rendus de l'Académie des sciences. Paris 1891. T. CXII. (Vgl. auch d. Aufsatz im Journ. de l'Anatomie et de la Physiol XXXe Année, 1894.
Legonis, Rech. sur les tubes de Weber et sur le pancréas des poissons osseux. Annal. des sciences nat. Zoologie, T. XVII u. XVIII. 1873.
Legros, R., Développement de la Cavité buccale de l'Amphioxus lanceolatus etc. Arch. d'Anat. Micr. No. 4, t. I. 1897 et No. 1, t. II. 1898.
List, J., Untersuch. über d. Kloakenepithel der Plagiostomen. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien. XC. XCII. 1884, 1885.
Lorent, H., Über den Mitteldarm von Cobitis fossilis Lin. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XV. 1878.
Maas, O., Über ein pankreasähnl. Organ bei Myxine. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. in München. 1896.
— — Verlauf u. Schichtenbau des Darmkanals von Myxine glutinosa L. Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl v. Kupffer. 1899.
Maurer, F., Blutgefässe im Epithel. Morph. Jahrb. XXV. Bd. 1897.
Mayer, J., Über die Entwickelung des Pankreas bei Selachiern. Anat. Hefte. I. Abteil. XXIV. Heft (VIII. Bd., Heft 1).
Mayer. P., Über den Spiraldarm der Selachier. Mitteil. aus d. Zool. Station zu Neapel. XXII. Bd. 4. Heft. 1897.
Mazza, F., ed Perugia, A., Sulla glandola digitiforme (Leydig) nella Chimaera monstrosa Linn. Aus d. Mus. di Zool. e Anat. comp. della Univ. di Genova. Atti Soc. lig. Sc. nat. Vol. V. 1894.
Monti, R., Su la Morfologia comparata dei condotti escretori delle ghiandole gastriche nei vertebrati. Boll. scientif. No. 2 e 3. Anno 1898. (Erstreckt sich über Vertreter aller Wirbeltierklassen.)
Nestler, Beitr. z. Anat. u. Entwickelungsgesch. v. Petromyzon Planeri. Berlin, Nicolai 1890. Vgl. auch Arch. f. Naturgesch. 1890.
Neumayer, L., Die Entwickelung des Darmkanals, von Lunge, Leber, Milz u. Pankreas bei Ceratodus Forsteri. Semon's Forschungs-Reisen. Bd. I. Jenaische Denkschrift. Bd. IV. 1904.
Nicolas, A., Rech. sur le développement du pancréas, du foie et de la rate chez le Sterlet. Arch. de Biolog. T. XX. 1903.
Oppel, A., Die Magendrüsen der Wirbeltiere. Ant. Anz. XI. Bd. 1896.
— — Verdauungsapparat (Referat). Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1896. Anat. Hefte. II. Abteil. 1897. VII. Bd.
— — Verdauungsapparat. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. X. Bd. 1900.
Parker, T. J., On the Intestinal Spiral Valve in the Genus Raja. Transact. Zool. Soc. Vol. XI. London 1880.
Pensa, A., Osserv. sulla distribuzione dei vasi sanguigni e dei nervi nel Pancreas. Boll. Soc. Med Chir. Pavia. Seduta 24 Giugno 1904. (Erstreckt sich auf alle Gruppen der Wirbeltiere.)
Piper, H., Die Entwickelung von Magen, Duodenum, Schwimmblase, Leber, Pankreas und Milz bei Amia calva. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Suppl. 1902.
Rathke, H., Zur Anatomie der Fische. 1. Über den Darmkanal. 2. Über die Leber, die Milz u. die Harnwerkzeuge. (Zwei Aufsätze.) Arch. f. Anat. und Physiol. 1837.
Redeke, H. C., Die sogen. Bursa Entiana der Selachier. Anat. Anz. Bd. XVII. Nr. 6 und 7. 1900.
— — Aanteekeningen over den Bouw van het Maag-Darmslijmvlies der Selachiers. Tijdschr. d. Ned. Dierk. Vereen. (2) Dl. VI. Afl. 4. 1900. (Enthält eine Zusammenfassung in deutscher Sprache.)

Digitized by Google

Rückert, J., Über die Entwickelung des Spiraldarmes bei Selachiern. Arch. f. Entw.-Mechanik der Organismen. IV. Bd. 2. Heft. 1896.
Weber, Jean-Amédée, L'Origine des Glandes annexes de l'Intestin moyen chez les Vertébrés. Inaug.-Dissert. Nancy 1903. Auch publ. im Arch. d'Anat. Microscop. T. V. 1903. (Behandelt alle Wirbeltier-Klassen.)
Wiedersheim, R., Über die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut. Freiburger Festschrift zur 59. Versammlung deutscher Naturforscher u. Ärzte. 1883.
Yung, E., De la Physiologie comparée de la digestion. Arch. d. Sc. phys. et naturelles. III. période, T. XXXIV. Novbr. 1895.
— — La Digestion des Poissons, Histologie et Physiologie de l'intestin. Arch. de Zool. expérim. et gén. 3. Sér. Vol. VII u. VIII. 1899, 1900.
Eine reiche Fundgrube für den Tractus intestinalis der Fische bildet auch das Handbuch der Zootomie von H. Stannius, sowie das System der vergl. Anatomie von J. Meckel.

Amphibien, Reptilien und Vögel.

Béguin, F., Contrib. à l'étude histologique du tube digestive des reptiles Revue suisse de Zoologie. T. 10. 1902.
— — La Muqueuse oesophagienne et ses glandes chez les Reptiles. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1904.
van Bemmelen, J. F., Beiträge zur Kenntnis der Halsgegend bei Reptilien. I. Anat. Teil. Amsterdam 1888. (Siehe auch dessen Artikel im Zool. Anzeiger. IX. Jahrg. 1886.)
— — Over den oorsprong van de voorste ledematen en de tongspieren bij Reptilien. K. Akad. van Wetensch. te Amsterdum. Zitting van 30. Juni 1888.
Brachet, A., Vergl. Fische und Dipnoër.
Braus, H., Vergl. Fische und Dipnoër.
Eberth, Untersuch. über die Lehre der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. (Vergl. auch dessen Arbeit in Virchow's Archiv. Bd. 39.)
Eisler, P., Zur Kenntnis der Histologie des Alligatormagens. Arch. f. mikr. Anatomie. Vol. XXXIV. 1889.
Giannelli, L., Sullo sviluppo del pancreas e delle ghiandole intraparietali del tubo digestivo negli Anfibii urodeli (gen. Triton), con qualche accenno allo sviluppo del fegato e dei polmoni. Arch. Ital. di Anat. e di Embr. Vol. I. Fasc. 3. 1902.
Göppert, E., Die Entwickelung und das spätere Verhalten des Pankreas bei Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
Ebenfalls früher schon aufgeführte Arbeiten von: Götte (Entwickelungsgeschichte der Unke), Hoffmann (Amphibien in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs), Ecker und Wiedersheim (Anatomie des Frosches), Wiedersheim (Salamandrina perp., Anatomie der Gymnophionen, Kopfdrüsen der Urodelen und die Glandula intermaxillaris der Anuren), Stannius (Handbuch der Zootomie).
Héron-Royer et van Bambecke, Ch., La vestibule de la bouche chez les têtards des Batraciens anoures d'Europe etc. Arch. de Biol. T. IX. 1889.
Hoffmann, C. K. (Reptilien; in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs), Leydig (Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier), Stannius (Handbuch d. Zootomie).
Holl, M., Zur Anatomie der Mundhöhle von Lacerta agilis. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Bd. XCVI. 1887.
Kingsbury, B. F., The Histological Structure of the Enteron of Necturus maculatus. Proc. Americ. Micr. Soc. 1894.
Oppel, A., Beitr. z. Anatomie des Proteus anguineus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1890.
Osawa, G., Beitr. z. Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. XLIX. 1897.
Peter, K., Mitteil. z. Entw.-Gesch. d. Eidechse (IV u. V). Die Extremitätenscheitelleiste der Amnioten und die Anlage der Mitteldarmdrüsen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 61. 1902
Renter, K., Über die Rückbildungserscheinungen am Darmkanal der Larve von Alytes obstetricans. I. T. Äussere Veränderung der Organe. Anat. Hefte. H. 45. XIV. Bd. H. 2. 1900.
Sacchi, Maria, Contrib. all' Istologia ed Embriologia dell' Apparecchio digerente dei Batraci e dei Rettili. Atti della Società Ital. di scienze nat. Vol. XXIX. Milano 1886.

Digitized by Google

Sacchi, Maria, Sulla morfologia della Glandula intestinali dei Vertebrati. Bollet. scientif. No. 2. Pavia 1887.

Schreiner, K. E., Beitr. z. Histologie und Embryologie des Vorderdarmes der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 68. 1900.

Schultze, F. E., Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Mitt. Über das Epithel der Lippen, der Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Abhandl. d. K. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1888. II. Mitt. Skelett, Muskulatur, Blutgefässe, Filterapparat, Respiratorische Anhänge und Atmungsbewegungen erwachsener Larven und Pelobates fuscus. Ebendaselbst 1892.

Stöhr, Ph., Über die Entwickelung des Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei Rana temporaria. Morph. Jahrb. XXIII. Bd. 1895.

Tecquemenne, Ch., Sur le développement du pancréas ventral chez Lacerta muralis. Anat. Anz. XXI. Bd. 1902.

Völker, Beitr. zur Entw. des Pankreas bei den Amnioten. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickelungsgesch. Bd. LIX. 1901.

Vögel.

Bauer, M., Beitr. zur Histologie des Muskelmagens der Vögel. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. LVII. Bd. 1901

Brouha, M., Sur les premières phases du développement du foie et sur l'évolution des pancréas ventraux, chez les oiseaux. Anat. Anz. XIV. Bd. 1898.

Caziu, M., Recherches sur la structure de l'estomac des oiseaux. Comptes rend. Paris 1866. Vergl. auch Annal. des sciences zoolog. T. IV.

Cattaneo, G., Istologia e sviluppo dell' apparato gastrico degli uccelli. Milano 1884.

Cloetta, M., Beitr. z. mikroskop. Anatomie des Vogeldarmes. Arch. f. mikr. Anatomie. B. XLI. 1893.

Forbes, On the Bursa Fabricii in Birds. Proc. Zool. Soc. London 1887.

Gadow, H., Versuch einer vergl. Anatomie des Verdauungssystems der Vögel. Jenaische Zeitschr. Bd. XIII. N. F. VI. (Enthält zahlreiche wertvolle Literaturangaben.)

Gasser, Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1880.

Hildebrandt, W., Die erste Leberentwickelung beim Vogel. Anat. Hefte. I. Abt. LXIV LXV. H. (XX. Bd.) 1902.

Huschke, De bursae Fabricii origine. 1838.

Leuckart, Zool. Bruchstücke, II. 1841. Über eine zusammengesetzte Magenbildung bei verschiedenen Vögeln.

Molin, Sugli stomachi degli uccelli. In Denkschr. K. Akad. d. Wissensch. III. Bd. 1852.

Postma, G., Bydrage tot de Kennis van den Bouw van het Darmkanal der Vogels. Inaug.-Diss. Leiden 1887.

Selenka und Gadow. (Vögel; Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.) Tiedemann (Anatomie und Naturgeschichte der Vögel.) Naumann's Naturgesch. der Vögel Deutschlands.

Stieda, L., Über den Bau und die Entwickelung der Bursa Fabricii. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV.

Teichmann, Der Kropf der Taube. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1889.

Tiedemann und Gmelin, Die Verdauung. II. Bd. Heidelberg 1826.

Wenckebach, K. F., De Ontwikkeling en de Bouw der Bursa Fabricii. Inaug.-Diss. Utrecht 1888.

Wiedersheim, R., Die feineren Strukturverhältnisse der Drüsen im Muskelmagen der Vögel. Inaug.-Diss. Würzburg 1872. In erweiterter Form publ. im Archiv f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.

Säugetiere.

Gurlt (Haussäugetiere), Frank (Haussäugetiere), Rapp (1. Cetaceen, 2. Edentaten.) Vergl. auch die grösseren Werke von Cuvier, Meckel, Koelliker (Histologie), Henle (Systematische Anatomie des Menschen), sowie die in der allgemeinen Literatur-Übersicht zu Anfang dieses Verzeichnisses erwähnten Werke.

Vergl. auch den Aufsatz Gegenbaur's, Bemerkungen über den Vorderdarm niederer Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.

Digitized by Google

Boas, J. E. V., Zur Morphologie des Magens der Cameliden und der Traguliden etc. Morph. Jahrb. Bd. XVI. 1890.
Bizzozero, G., Über die Regeneration der Elemente der schlauchförmigen Drüsen und des Magendarmkanals. Anat. Anz., Jahrg. III. 1888, und Arch. für mikr. Anatomie. Bd. XXIII. 1889.
Brachet, A. (Vergl. dessen Arbeit über die Entwickelung des Diaphragma.)
— — Über die Entwickelung des Pankreas und der Leber (Vergl. Fische u. Dipnoër.)
Cattaneo, G., Sulla digestione gastrica dei delfinidi etc. Atti d. Soc. lig. di science nat. e geogr. Vol. V. 1894.
— — Ancora sullo stomaco dei delfini. Atti d. Soc. lig. di sc. nat. e geogr. Vol. IX. 1899.
Edelmann R., Vergl. anat. u. physiol. Untersuchungen über eine besondere Region der Magenschleimhaut (Kardialdrüsenregion) bei den Säugetieren. Inaug.-Dissert. Rostock. 1889.
Edinger, Zur Kenntnis der Drüsenzellen des Magens, besonders beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. 1879.
Eimer, Th., Neue und alte Mitteilungen über Fettresorption im Dünndarm und im Dickdarm. Biolog. Centralbl. Bd. IV. Nr. 19. 1884.
Endres, H., Beitr. zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie des Darmes, des Darmgekröses und der Bauchspeicheldrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL. 1892.
Eysoldt, W., Ein Beitrag zur Frage der Fettresorption. Inaug.-Diss. Kiel 1885.
Favaro, G., Contributo alle Filogenesi ed ell' Ontogenesi del Vestibolo orale. Ricerche Lab. Anat. Roma e altri Lab. Biolog. Vol VIII. 1901.
Felix, W., Zur Leber- und Pankreasentwickelung. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1892.
Garel, J., Recherches zur l'Anatomie comparée des glandes de la muqueuse intestinale et gastrique des animaux vertébrés. Lab. d'Anat. gén. de la faculté de médecine de Lyon. Paris 1879.
Gegenbaur, C., Die Gaumenfalten des Menschen. Morphol. Jahrb. IV. Bd. 1878.
Giacomini, E., Sul pancreas dei Petromizonti con particolare riguardo al pancreas di Petromyzon marinus. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der 14. Versamml. zu Pavia. April 1900.
Hamburger, O., Zur Entwickelung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.
Heidenhain, B., Beitr. zur Histologie und zur Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Pflüger's Arch. Bd. XLIII. Suppl.-H.
Helly, K., Zur Pankreasentwickelung der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickelungsgesch. LVII. Bd. 1901.
— —, Zur Frage der primären Lagebeziehungen beider Pankreasanlagen beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 63. 1904.
Johnstone, J., On the Gastric glands of the Marsupialia. Linn. Soc. Journ.-Zoology. Vol. XXVII. 1899.
Jungklaus, F., Der Magen der Cetaceen. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXII. N. F. XXV. 1898.
Keibel, F., Die Entwickelungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. Arch. f. Anat. u. Physiol 1888.
— — Zur Entwickel. der Leber, des Pankreas und der Milz bei Echidna aculeata var. typica. Jen. Zeitschr. Bd. VI. 2. 1904.
Killian, G., Über die Bursa und Tonsilla pharyngea. Morph. Jahrb. Bd. XIV. 1888. (Enthält ein ausführl. Literatur-Verzeichnis.)
Kohlbrugge, J. H. F., Onderzoekingen en overwegingen betreffende de innervatie van den darm en den anatomischen bouw van den Voordarm 1895.
Kollmann, J., Intrazelluläre Verdauung in der Keimhaut von Wirbeltieren. Recueil zoologique Suisse. Tom. I. Nr. 2.
Kostanecki, K. von, Zur Morphologie der Tubengonmenmuskulatur. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1891.
Metschnikoff, É., Unters. über die intrazelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren. Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Tom. V. Heft 2. 1888
— — Unters. über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbeltiere. Biolog. Centralbl. III. Bd. 1883. Nr. 18.
Monti, Rina, Le Ghiandole gastriche delle Marmotte durante il letargo invernale e l'attività estiva. Ricerche Lab. Anat. Roma e altri Lab. biologici. Vol. IX. 1902.
— — Le Funzioni di Secrezione e di assorbimento intestinale studiate negli animali ibernanti. Mem. R. Istit. Lombardo nella publ. seduta del 26 Marzo 1903.

Digitized by Google

Nauwerck, C., Ein Nebenpankreas. Pathолog.-anat. Mitteil. XIV. In Ziegler, Beitr. z. pathol. Anat. XII. Bd. 1892.
Oppel, A., Über Pigmentzellen des Wirbeltierdarmes. Mittl. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. zu München. Sitzung vom 17. Dezember 1889.
— — Über Gitterfasern der menschl. Leber u. Milz. Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.
— — Über den Magen der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica, aus Semon, Zoolog. Forsch.-Reisen in Australien und dem malayischen Archipel. Jena 1896.
— — Über die Funktionen des Magens. Biol. Centralbl. Bd. XVI. Nr. 10. 1896.
— — Verdauungsapparat. (Umfasst: Mundhöhle, Schlund, Magen, Darm, Resorption, Pankreas und Leber der Wirbeltiere.) Ergebn. d. Anat. u. Entwickl.-Gesch. IX. Bd. 1899.
Piper, H., Die Entwickelung von Leber und Milz bei den Vertebraten. Inaug.-Dissert. Freiburg i/Br. 1902. (Enthält ein umfassendes Literatur-Verzeichnis.) (Vergl. auch Anat. Anz. XXI. Bd. Ergänzungsheft.)
Pischinger, O., Betr. z. Kenntnis des Pankreas. Inaug.-Diss. München 1895.
Rex, H., Beitr. zur Morphologie der Säugerleber. Morphol. Jahrb. Bd. XIV. 1888.
Rubeli, O., Über den Ösophagus des Menschen und verschiedener Haustiere. Inaug.-Dissert. Bern 1890.
Ruge, G., Die äusseren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten. Morph. Jahrb. Bd. 29/30. 1902.
Schaffer, J., Epithel und Drüsen der Speiseröhre. Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 1898. Nr. 22.
Schirmer, A., Beitr. zur Geschichte und Anatomie des Pankreas. Inaug.-Dissert. Basel 1903.
Schulze, W., Die Bedeutung der Langerhans'schen Inseln im Pankreas. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LVI. 1900.
Schridde, Über Magenschleimhaut-Inseln vom Bau der Kardialdrüsenzone und Fundusdrüsenregion und den unteren, ösophagealen Kardialdrüsen gleichende Drüsen im obersten Ösophagusabschnitt. Virchow's Arch. f. path. Anat. 175. Bd. 1904.
Spee, Graf Ferdinand, Beobacht. über den Bewegungsapparat und die Bewegung der Darmzotten, sowie deren Bedeutung für den Chylustrom. Akad. Habil.-Schrift (Kiel), abgelr. im Arch. f. Anat. u. Physiol. 1885. Anat. Abt.
Stöhr, Ph., Über das Epithel des menschl. Magens. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. XV. Bd. 1880.
— — Über die Pylorus-Schleimhaut. Sitz.-Bericht d. Würzburger phys.-med. Gesellsch. 1881.
Stoss, A., Untersuchung über die Entwickelung der Verdauungsorgane (Schafembryonen). Inaug.-Dissert., Tierärztl. Hochschule München, 1892. Siehe auch: Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.)
— — Über die Entwickelung des Wiederkäuermagens nebst Demonstration eines Lamamagens. Münchner Wochenschr. f. Tierheilkunde und Viehzucht. Nr. 44. Oktobr. 1894.
Tandler, J., Zur Entw.-Geschichte des menschlichen Duodenum in frühen Embryonalstadien. Morph. Jahrb. Bd. XXIX. 1900.
Tornier, O., Über Bürstenbesätze an Drüsenepithelien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.
Weber, M., Eigentüml. Lagerung der Leber und Niere bei Siluroiden. Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ost-Indien. Heft 2. Leiden 1890.
— — Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ost-Indien. Bd. II. Beitr. zur Anatomie und Entwickelung des Genus Manis. Leiden 1891.
Wlassow, Die Entwickelung des Pankreas beim Schwein. Morph. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. IV. Bd. 1. H. 1894.
Zawarykin, Th. Über die Fettresorption im Dünndarm. Pflüger's Archiv für die gesamte Physiol. Bd. XXXI. 1883.

I. Atmungsorgane (Schwimmblase).

Hierfür gelten die meisten der im Literaturverzeichnis über den Tractus intestinalis angeführten Arbeiten.

Dazu führe ich noch folgende an:

Fische und Dipnoër.

Bär, K. E. von, Untersuch. über die Entwickelungsgeschichte der Fische nebst einem Anhang über die Schwimmblase. Leipzig 1835.

Digitized by Google

Bemmelen, J. F. van, Über vermutliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mittl. der zool. Station zu Neapel. VI, Bd. 2. Heft. 1885. (Vergl. auch die im Literaturverzeichnis über den Tractus intestinalis angeführten Arbeiten dieses Autors.)

Biétrix, Distributation sanguigne dans les lamelles branchiales des Poissons (Squales et Teleostéens). Compte-rend. Soc. Philom. de Paris. 13 Janv. 1894, 9 Fevr. 1895, 23 Févr. 1895. Vergl. auch: Bibliogr. Anat. 3 An.

Bjeletzki, Über die in der Schwimmblase enthaltenen Gase. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Charkoff. 1884. Referiert im biol. Centralbl. 1884.

Bridge, T. W. and Haddon, A. C., Contrib. to the Anat. of Fishes. I. The Air-Bladder and Weberian Ossicles in the Siluridae. Proceed. Royal. Soc. Vol. XLVI. 1889.

— — Contributions to the Anatomy of Fishes. II. The Air-Blatter and Weberian Ossicles in the Siluroid Fishes. Ebendaselbst. Vol. LII. London 1892. Vergl. auch die umfassende Arbeit dieser Autoren in den Philos. Transact. of the Royal Society of London. Vol. 184 (1893).

Dahlgren, U., The Maxillary and Mandibular Breating Valves of Teleost Fishes Report fr. Zool. Bullet. Vol. II. 3. Boston 1898.

Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. (Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier.) Mitt. aus d. Zool. Station zu Neapel. VII. Bd. Heft 1. 1886.

Dröscher, W., Beitr. z. Kenntn. d. histol. Struktur d. Kiemen der Plagiostomen. Arch. für Naturgesch. Jahrg. 48. Berlin 1882.

Ewart, J. Cossar, On vascular peribranchial spaces in the lamprey. Journ. Anat. and Physiol. Vol. XII. 1878.

Giacomini, E., Sulla struttura delle branchie dei Petromizonti. Annal. d. Facoltà di Medicina dell' Università di Perugia ect. Vol. XII. Fasc. 3—4. 1900.

Göppert, E., Der Kehlkopf von Protopterus annectens. Jen. Denkschr. Bd. XI. 1904. (Häckel's Festschrift.)

Götte, A., Zur Entwickelung der Teleostierkieme. Zool. Anz. I. Jahrg. 1878.

— — Über den Ursprung der Lungen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XXI. 1905.

Grell, A., Bemerkungen zur Frage nach dem Ursprunge der Lungen. Anat. Anz. XXVI. Bd. 1905.

Hasse, C., Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. In „Anat. Studien".

Hoeven, van der, I. Über die zellige Schwimmblase des Lepidosteus. 2. Über Lungen und Schwimmblasen. 2. Artikel. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1841.

Hoffmann, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1883.

Hyrtl, J., Über die Schwimmblase von Lepidosteus. Sitz.-Ber. Wien. Akad. Bd. VIII. 1852.

Jacquet, M., Rech. sur l'anatomie et l'histologie du Silurus glanis. Arch. d. Sciences médic. T. IV. 1899. (Handelt von der Schwimmblase.)

Jaeger, A., Die Physiologie der Schwimmblase per Fische. Biol. Centralbl. XXIV. Bd. 1904.

Julin, Ch., Les deux premières fentes branchiales des Poissons Cyclostomes sont elles homologues respectivement à l'évent à la fente hyobranchiale des Sélaciens? Bull. Acad. Royale de Belgique. Tome XIII. 1887.

Kellicott, W. E., The Development of the Vascular and Respiraty Systems of Ceratodus. New York, Acad. of Sciences. Mem. Vol. II. p. IV. 1905.

Legros, Rech. sur l'appareil branchial des Vertébrés. I. Note prelim. L'évolution des arcs aortiques des Teléostéens. Comptes rendus de l'association des Anatomistes. Ve Session, Liège 1903.

Leuckart, F. S., Unters. über die Kiemen der Embryonen von Rochen und Haien etc. Stuttgart 1836.

Leydig, F., Zur mikrosk. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. 1852.

Maurer, F., Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische. Morph. Jahrb. Bd. IX. 1883.

Möbius, H., Balistes aculeatus, ein trommelnder Fisch. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin. XLVI. 1889.

Moroff, Th., Über die Entwickelung der Kiemen bei Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LX. Bd. 1902.

Moser, F., Beitr. z. vergl. Entw.-Gesch. der Schwimmblase. Arch. f. mikr. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. LXIII. 1904.

Digitized by Google

Müller, F. W., Über die Entwickelung und morphol. Bedeutung der „Pseudobranchie" und ihrer Umgebung bei Lepidosteus osseus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.
Müller, J., Fortgesetzte Untersuchungen über die Pseudobranchien. Arch. f. Anat. und Physiol. 1841.
— — Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische mit Bezugnahme auf einige neue Fischgattungen. Ebendaselbst 1842.
(Vergl. auch dessen „Anatomie der Myxinoiden" und „Bau und Grenzen der Ganoiden".)
Nusbaum, J., Über das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei den Cyprinoiden. Zool. Anz. IV. 1881.
Parker, T. J., On the connection of the Air-bladder and the Auditory Organ to the Red Cod. Trans. New Zeal. Inst. Vol. XIII. 1880.
Piper, H. (Vergl. die beim Darmkanal aufgeführte Arbeit, in welcher auch von der Schwimmblase (Amia calva) die Rede ist.)
Rathke, H., Zur Anatomie der Fische. (Über die Schwimmblase und über den Bau des Kiemenapparates des Lepadogaster bicilinatus.) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1838.
— — Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. 1832.
Reis, K., und Nusbaum, J., Zur Histologie der Gasdrüse in der Schwimmblase der Knochenfische etc. Anat. Anz. Bd. XXVII. 1905.
Reissner, Über die Schwimmblase und den Gehörapparat einiger Siluroiden. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859.
Riess, A., Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. Troschel's Archiv f. Naturgeschichte. 47. Jahrg.
Sagemehl, M., Beitr. zur vergl. Anatomie der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885. (Enthält unter anderem wichtige Notizen zur Anatomie und Physiologie der Schwimmblase.)
— — Die accessorischen Branchialorgane von Citharinus. Morphol. Jahrbuch. Bd. XII. 1887.
Schenk, S. L. L., Die Kiemenfäden der Knorpelfische während der Entwickelung. Sitz.-Ber. Wien. Akad. III. Abt. Jahrg. 1875.
Spengel, J. W., Beitr. zur Kenntnis der Kiemen des Amphioxus. Morpholog. Jahrb. IV. Bd.
— — Über Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere. Zool. Jahrb. Suppl. VII. (Festschr. zu A. Weissmann's 70. Geburtstag.) 1904.
Swale, Vincent, On the Structure of the Red Glands in the Swimm-Bladder of certain Fishes. Journ. of Anat. and Physiol. July 1896. Vol. XXX. N. S. Vol. X.
Soerensen, W., Papers dealing with the Air-bladder and Weberian ossicles in Siluroids etc. Journ. of Anat. and Physiol. 1894/95.
Thilo, O., Die Entstehung der Luftsäcke bei den Kugelfischen. Anat. Anz. XVI. Bd. 1899.
— — Die Entstehung der Schwimmblasen. Biol. Centralbl. XXIII. Bd. 1903.
Tornier, G., Bau und Betätigung der Kopflappen und Halsluftsäcke bei Chamäleonen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XXI. 1905.
Virchow, H., 1. Über die Spritzlochkieme von Acipenser etc. 2. Von Selachiern. Verhandl. d. physiol. Gesellsch. zu Berlin. Jahrg. 1889/90.
— — Über die Spritzlochkieme der Selachier. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. naturf. Freunde Jahrg. 1893. (Handelt auch von den Augengefässen.)
Weber, E. H., De aure et auditu hominis et animalium. Lipsiae 1820.
Wiedersheim, R., Zur Biologie von Protopterus (Schwanzatmung während des Erstarrungszustandes). Anat. Anz. 1887.
— — Über das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoërn sowie über die Phylogenie der Lunge. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904. Festschr. z. 70. Geburtstag A. Weismann's. (Vergl. auch den Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903.)
Zograff, N., Über den sog. Labyrinthapparat der Labyrinthfische (Labyrinthici). Biol. Centralbl. V. Bd. 1886.
— — On the Construction and Purpose of the so-called Labyrinthine Apparatus of the Labyrinthic Fishes. Quart. Journ. of micr. Science. Vol. XXVIII. 1889.

Amphibien.

Albrecht, P., Sur la Non-Homologie des Poumons des Vertébrés pulmonés avec la vessie natatoire des Poissons. Paris und Brüssel 1886.
Baglioni, S., Der Atmungsmechanismus des Frosches. Arch. f. Anat. u. Physiologie, Physiol. Abt. Suppl.-Bd. 1900.

Digitized by Google

Boas, J. E. V., Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1881.
Brunner, H. L., Ein neuer Muskelapparat zum Schliessen und Öffnen der Nasenlöcher bei den Salamandriden. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1896.
— — The Smooth Facial Muscles of Anura and Salamandrina, a Contribution to the Anatomy and Physiology of the Respiratory Mechanisme of the Amphibians. Morph. Jahrb. XXIX. Bd. 1901.
Calori, Descriptio anatom. branchiarum maxime internarum gyrini Ranae esculentae etc. in Novi comment. Acad. Scient. Instituti Bononiensis. 5. 1842.
Camerano, L., Ricerche intorno alla vita branchiale degli Anfibi. Mem. dalle Memorie della R. Accad. delle Scienze di Torino. Ser. II. Tom. XXXV. 1883.
— — Ricerche Anotomo-Fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. Atti della R. Accad. delle Scienze di Torino. Vol. XXIX. 1894.
— — Nuove ricerche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni etc. Anat. Anz. XII. Bd. 1896. (Enthält auch die ganze zugehörige Literatur.)
von Chauvin, M., Über das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVII.
Clemens, P., Die äusseren Kiemen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, I. Abt., Heft 14 (V. B. II. 1). herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. 1894.
Drüner, L., Vergl. die beim Muskelsystem aufgeführten Arbeiten.
Fischer, J. G., Anatom. Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.
Gaupp, E., Zur Lehre von dem Atmungsmechanismus beim Frosch. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1896.
Göppert, E., Die Kehlkopfmuskulatur der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. XXII. Bd. 1894.
— — Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. I. Teil. Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XXVI. 1898.
— — Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. II. Teil. Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. XXVIII. 1899.
Greil, A., Über die Anlage der Lungen, sowie der ultimobranchialen (postbranchialen, suprapericardialen) Körper. Anat. Hefte. II. 89. (29. Bd.). 1905.
Königstein, H., Die Funktion der Muskulatur in der Amphibienlunge. I. Anat. Teil. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. 95. 1903.
Lambotte, Observat. anat. et phys. sur les appareiles sanguines et respiratoires des Batraciens anoures; in Memoires couronnes etc. L'Acad. R. de Belgique. Tome XIII.
Märtens, M., Die Entwickelung der Kehlkopfknorpel bei einigen unserer einheimischen anuren Amphibien. Anat. Hefte. I. Abt. Heft XXVIII/XXX. (IX. Bd., II. 1/3.)
Maurer, F., Bindegefässe im Epithel. Morph. Jahrb. XXV. Bd. 1897.
Miller, W. S., The Structure of the Lung. Journ. of Morph. Vol. VIII. 1893.
Moser, F., Beitr. z. vergl. Entw.-Gesch. der Wirbeltierlunge (Amphibien, Reptilien, Vögel, Säuger). Arch. f. mikr. Anatomie u. Entw.-Gesch. B. 60. 1902.
Naue, Über Bau und Entwickelung der Kiemen der Froschlarven; in der Zeitsch. für Naturwissensch. Halle 1890. LXIII. Bd.
Ochsner, H. W., The Lung of the Necturus maculatus. Bull. Univ. Wisconsin. Nr. 33. Science Ser. Vol. 2. No. 3. 1900.
Oppel, A., Beitr. z. Anat. von Proteus anguinus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV.
Rathke, H., Anatom. philosoph. Untersuchungen über den Kiemenapparat etc. Riga 1832.
Schulze, F. E., Vergl. dessen beim Tractus intestinalis aufgeführte Arbeit über die inneren Kiemen der Batrachierlarven.
Schwalbe, G., Zur Biologie und Entwickelungsgeschichte von Salamandra atra u. maculosa. Zeitschr. f. Biologie. Bd. XXXIV. N. F. XVI. 1897.
Sklavunos, G., Über die Ventrikularsäcke des Kehlkopfes beim erwachsenen und neugeborenen Menschen sowie bei einigen Affen. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1904.
Wilder, Harris H., Studies in the Phylogenesis of the Larynx. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.
— — The Amphibian larynx. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. IX. 1896.
— — Lungless Salamanders. II. paper. Anat. Anz. Bd. XII. 1896.
— — The Pharyngo-Oesophageal Lung of Desmognathus. Americ. Natural. Vol. XXXV. No 411. 1901.
Whitney, On the changes which accomp. the metamorph. of the tadpole. Quart. Journ. of micr. Science. se. N. F. Vol. VII. 1867.

Weitere Abhandlungen über die Anatomie und Physiologie der Atmung bei Amphibien haben geliefert: Configliachi e Rusconi, De Proteo anguino, Gibbes (Menobranchus), Boston Journ. of Nat. Hist. VI. pag. 369; Neill (Siren), in Isis 1832,

Digitized by Google

pag. 698—699; Rusconi, Descr. anatom. d. organi d. circolaz. d. larve d. Salamandre acq., pag. 29—31; L. Vaillant (Siren), Ann. d. Scienc. nat. Sér. IV, Tom. 19, pag. 340—344.

Vergl. auch die Arbeiten von Weismann, Über die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXV, und Siebold, Zusatz zu den Mitteilungen über die Verwandlung des Axolotl in Amblystoma. Ebendaselbst, Bd. XXVII. Ferner: Wiedersheim in Ecker's Anatomie des Frosches.

Reptilien.

Abgesehen von den Arbeiten C. K. Hoffmann's (Reptilien in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches) verweise ich noch auf:

Butler, G. W., On the Complete or Partial Suppression of the Right Lung in the Amphisbaenidae and of the Left Lung in Snakes and Snake-like Lizards and Amphibians. Proc. Zool. Soc. London 1895.

Cope, E. D., On the Lungs of the Ophidia. Proc. Americ. Philos. Soc. Vol. XXXIII.

Henle, J., Vergl. anatomische Beschreibung des Kehlkopfs. Leipzig 1839. (Diese Arbeit erstreckt sich auf sämtliche Hauptgruppen der Vertebraten.)

Hesser. C., Über die Entwickelung der Reptilienlungen. Anatomische Hefte. Heft 88. XXIX. Bd. 1905.

Kahn, R. H., Zur Lehre von der Atmung der Reptilien. Arch. f. Anatom. u. Physiol., Physiol. Abt. 1902.

Liessner, E., Ein Beitrag zur Kenntnis der Kiemenspalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbeltieren. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1888. (Umfasst auch die Vögel und Säugetiere.)

Milani, A., Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. VII. 1894 u. Bd. X. 1897.

Miller, W. S., (vergl. bei Amphibien).

Mitchell and Morehouse, Researches upon the Anat. and Physiol. of Respiration in the Chelonia; in: Smithson. Contributions. Vol. XIII. 1863.

Moser, F., vergl. die Abt.-Amphibien.

Osawa, G., Beitr. z. Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. IL. 1897.

Rathke, H., Über die Luftröhre, die Speiseröhre und den Magen von Sphargis coriacea. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1846.

Schulze, F. E., Die Lungen. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.

Siebenrock, F., Über den Kehlkopf und die Luftröhre der Schildkröten. Sitz.-Ber. K. Akademie der Wissensch. in Wien. Mathem.-naturwiss. Kl. Bd. CVIII. Abt. I. Juli 1899.

— — Der Zungenbeinapparat u. Kehlkopf samt Luftröhre von Testudo calcarata Schneid. Ebendaselbst. Bd. CIX. Abt. I. Mai 1900.

Simon, H., und Phelps Gage, Susanna, Wasseratmung bei weichschaligen Schildkröten. Ein Beitrag zur Physiologie der Atmung bei Wirbeltieren. The American Naturalist. Vol. XX, Nr. 3. 1886. Referat im Biologischen Zentralblatt. Bd. VI. Nr. 7. 1886.

Tornier, G., Bau und Betätigung der Kopflappen und Halsluftsäcke der Chamäleonen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. XXI. Bd. 1904.

Wiedersheim, R., Zur Anat. und Physiol. des Phyllodactylus europaeus etc. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.

— — Das Respirations-System der Chamäleoniden. Bericht d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. I. 1886.

Vögel.

Bär, M., Beitrag z. Kenntnis d. Anatom. u. Physiol. d. Atemwerkzeuge bei den Vögeln. Tübinger Zool. Arbeiten. II. Bd. Nr. 3.

Beddard, F. E., On the structural character and classification of the Cuckoos. Proc. Royal Soc. of London. 1885.

— — Note on the Air-sacs of the Cassowary. Proceed Zoolog. Soc. No. XI. London 1886.

— — On the Syrinx and other Points in the Anatomy of the Caprimulgidae. Ebendaselbst.

Bertelli, D., Sviluppo dei Sacchi aeriferi del Pollo. Atti Soc. Tos. Sc. Nat. Vol. XVII. 1899.

Digitized by Google

Brunelli, G., Sulle cause che hanno determinato la riduzione della laringe superiore e lo sviluppo della siringe negli Uccelli. Avicula, Giornale ornitologico Italiano. Anno VIII. Nr. 73–74. Siena 1904.
Campana, Recherches de l'Anatomie, de Physiologie et d'Organogénie pour la détermination des Lois de la Genèse et de l'Evolution des Espèces animales. I. Mémoire. Physiol. de la Respiration chez les oiseaux. Anat. de l'appareil pneumatique pulmonaire, de faux diaphragmes, des séreuses et de l'intestin chez le poulet. Paris. Masson. 1875.
Fischer, G., Vergleich.-anatomische Untersuchungen über den Bronchialbaum der Vögel. (Inaug.-Diss. Leipzig.) Zoologica. Orig. Abbdlgn. aus d. Gebiet d. Zoologie. Herausgegeben v. C. Chun. H. 45. XIX. Bd. Lief. 1. 1905.
Foster und Balfour, Grundzüge der Entwickelungsgeschichte. Deutsche Übers. von Kleinenberg. Leipzig 1876. 2. Aufl. des engl. Textes 1883.
Guillat, N., Mém. sur l'appareil de la respiration dans les oiseaux. Ann. d. Sc. nat. 3. sér. T. V. 1846.
Häcker, V., Über den unteren Kehlkopf der Singvögel. Anat. Anz. XIV. Bd., 1898.
— — Der Gesang der Vögel, seine anatomischen und biologischen Grundlagen. Jena 1900.
Huxley, T. H., On the respiratory organs of Apteryx. Proc. Zool. Soc. 1882.
Jacquemin, H. Mém. sur la pneumaticité du squelette des oiseaux. Nova Acta A. L. C. nat. cur. t. XIX. 1842.
Miller, W. S., (vergl. bei Amphibien).
Moser, F., (vergl. die Abteilung Amphibien).
Owen, R., Anatomy of vertebrates. London 1868.
Pavesi, P., Studi anatomici sopra alcuni uccelli. Annal. del Museo civ. di Stor. nat. di Genova. Vol. IX, 1876–77.
— — Intorno ad una nuova forma di trachea di Manucodia. Ebendaselbst. Vol. VI. 1874.
Prechtl, Unters. über den Flug der Vögel. Wien 1846.
Rathke, H., Über die Entwickelung der Atemwerkzeuge bei den Vögeln u. Säugetieren. 1828. Nova acta t. XIV.
Sappey, Rech. sur l'appareil respiratoire des oiseaux. Paris 1847.
Selenka, E., Beitr. z. Entwickelungsgesch. der Luftsäcke des Huhns. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. 1866.
Setterwall, C. G., Studier öfver Syrinx hos Polymyoda Passeres. Lund. 1901.
Strasser, H., Die Luftsäcke der Vögel. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.
— — Über den Flug der Vögel. Jena 1885.
Weber, A., et Buvignier, A., L'origine des ébauches pulmonaires chez quelques vertebrés supérieurs. Bibliographie anatomique, Fasc. 6, T. XII.
Wunderlich, L., Beitr. z. vergl. Anat. u. Entwickelungsgesch. des unteren Kehlkopfes der Vögel. Nova acta Bd. 48 d. Kais. Leopold. Carolin. Deutsch. Acad. d. Naturf. Halle 1886.
Zumstein, Über den Bronchialbaum der Säuger und Vögel. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. z. Beförderung d. ges. Naturw. z. Marburg. Nr. 4. Mai 1900.

Säugetiere.

Aeby, Ch., Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1880. (Vergleiche auch die vorläufige Mitteilung: „Die Gestalt des Bronchialbaumes und die Homologie der Lungenlappen beim Menschen.“ Centralbl. f. die mediz. Wissensch. 1878. Nr. 16.)
— — Der Bronchialbaum des Menschen bei Situs inversus. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882. Dasselbe Thema behandeln M. Weber und H. Lebouc q. Zool. Anz. 1881. Nr. 76 u. 82.
Albrecht, P., Über die morphol. Bedeutung der Pharynxdivertikel. Bericht über die Verhandl. des deutschen Chirurgenkongress (Zentralbl. f. Chirurgie 1885, Nr. 24) in Berlin 1885.
Beauregard, H., et Boulart, Recherches sur le larynx et la trachée des Balaenides. Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie. T. XVIII.
Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée. Tom. VII. Paris 1840.
Dubois, E., Zur Morphol. des Larynx. Anat. Anz Jahrg. I. 1886.
Fürbringer, M., Beitr. z. Kenntnis d. Kehlkopfmuskulatur. Jena 1875. (Enthält zugleich ein umfass. Literaturverzeichnis d. Kehlkopfes im allgemeinen.)
Gegenbaur, C., Die Epiglottis. Vergl. anatom. Studie. Gratul. Schrift zu Koelliker's 50jähr. Doktor-Jubiläum. Leipzig 1892. (Behandelt den Kehlkopf der Vertebraten im allgemeinen.)

Digitized by Google

Giacomini, C., La „Plica semilunare“ e la laringe nelle Scimmie antropomorfe. Nota suppl. alla Anatomia del Negro. Torino 1897.
Göppert, E., Über die Herkunft des Wrisberg'schen Knorpels. Morpholog Jahrb. XXI. Bd. 1894.
— — Beitr. z. vergl. Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. Aus Semon, Zool. Forsch.-Reisen in Australien etc Bd. III. 1901.
D'Hardiviller, Homologation des Bronches des Poumons de Lapin. Bibliogr. anat. Nr. 5 (Sept. Oct. 1896) u. Nr. 1 (Jan.-Fevr. 1897).
— — La Ramification bronchique chez le lapin. (Ebendaselbst.)
— — Les bronches éparterielles chez les Mammifères et specialement chez l'homme. Comptes rendus de l'Acad. Sciences 1897.
— — Développement et Homologation des Bronches principales chez les Mammifères (Lapin). Nancy 1897.
Hasse, C., Über den Bau der menschlichen Lungen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1892.
— — Bemerkungen über die Atmung, über den Bau der Lungen und über die Form des Brustkorbes bei dem Menschen und bei den Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anat. Abt.) 1893.
His, W., Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1887.
Howes, G. B., On some points in the Anatomy of the Porpoise (Phocaena communis). Journ. of Anat. and Physiol Vol. XIV.
— — Rabbit with an intra-narial Epiglottis with a suggestion concerning the phylogeny of the mammalian respiratory apparatus. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXIII.
— — Additional Observ. upon the intra-narial Epiglottis. Ebendaselbst.
Justesen, P. Th., Zur Entwickelung und Verzweigung des Bronchialbaumes der Säugetierlunge. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LVI. 1900.
Kallius, E., Beitr. zur Entwickelungsgeschichte des Kehlkopfes. Anat. Hefte. I. Abtlg. XXVIII.-XXX. Heft. (9. Bd. H. 1/3.)
Kohlbrugge, J. H. F., Der Larynx und die Stimmbildung der Quadrumana. Natuurk. Tijdschr. voor. Ned.-Indië. Dl. LV. aft. 2. 1895.
Koelliker, A., Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen u. d. höheren Tiere. Leipzig 1880.
— — Zur Kenntnis des Baues der Lungen des Menschen. Verhandl. der med. Gesellsch. zu Würzburg N. F. Bd. XVI.
Königstein, H., Notiz zu einer Cetaceenlunge (Delphinus delphis). Anat. Anz. XXII. Bd. 1903.
Küttner, Studien über das Lungenepithel. Virchow's Arch. Bd. 66.
Lönnberg, E., Zur Kenntnis des Kehlsackes beim Rentier. Anatom. Anz. XXI. Bd. 1902.
Millner, W. S. (vergl. bei Amphibien).
Müller, Unters. über Veränderungen, welche die Respirationsorgane der Säugetiere durch die Anpassung an das Leben im Wasser erlitten haben. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 37.
Narath, A., Vergl. Anat. des Bronchialbaumes. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der VI. Versammlung in Wien. 1892.
— — Die Entwickelung der Lunge von Echidna aculeata. (Semon, Forschungsreisen etc. Bd. II. Jen. Denkschriftchr. Bd. 5.)
Nicolas, A., Rech. sur le développem. de quelques Eléments du Larynx. humain. Bibliographie anatomique. No. 5. (Sept.—Oct. 1894
Nicolas et Dimitrovo, Note sur le développement de l'arbre bronchique chez le mouton. C. R. soc. Biol. 97.
Owen, R., Anatomy of Vertebrates. Vol. III. London 1868.
Rawlitz, B., Die Anatomie des Kehlkopfes und der Nase von Phocaena communis Cuv. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XVII. 1900.
Rosa, A. Dalla, Beitr. zur Kasuistik und Morphologie der Varietäten des menschlichen Bronchialbaumes. Wien. Klin. Wochenschr. 1889. Nr. 22—24
Salvi, G., Di alcune anomalie della laringe umana in individui deliquenti. Arch. Psichiat., Science penali ed Antropol. crim. Vol. XXII. Fasc. IV—V. 1901.
Schulze, F. E., Die Lungen. Strieker's Handb. der Lehre von d. Geweben. Leipzig 1871.
Soemmering, S., Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen des menschl. Körpers. Umgearbeitet und beendet von E. Huschke. Leipzig 1844.

Digitized by Google

Stieda, L., Einiges über Bau und Entwickelung der Säugetierlunge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl
Symington, J., The Marsupial Larynx. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXIII. 1898
— — The Cartilages of the Monotreme Larynx. Ebendaselbst. XXXV. 1899.
Thompson, D'Arcy, On the Cetacean Larynx. Studies from the Museum of Zoology in University College, Dundee. August 1890.
Walker, M., On the larynx and hyoid of Monotremata. Studies from the Museum of Zoology in University College, Dundee, edited by D'Arcy W. Thompson. Dundee 1889.
Zumstein, J., 1. Über den Bronchialbaum des Menschen und einiger Säugetiere. 2. Über Korrosionspräparate. Sitz.-Ber. der Gesellsch. zur Beförderung der gesamten Naturwissensch. z. Marburg. 1889, 1891, 1892.
Vergl. auch die Hand- und Lehrbücher der Anatomie des Menschen von Aeby, Henle, Hyrtl, Krause, Meyer etc.

Coelom, Pori abdominales und Serosa.

Anderson, J., On the Cloacal Bladders and on the Peritoneal Canals in Chelonia. Linn. Soc. Journ. Vol. XII. 1876.
Ayers, H., Unters über Pori abdominales. Morph. Jahrb. Bd X. 1885.
Beddard, F. E., Note on the systematic position of Monitor. Anatom. Anz. III. Jahrg. 1888. (Behandelt das Bauchfell.)
Bertelli, D., Sviluppo e conformatione delle Pleure. Monitore zoolog. ital. Anno XII. 1901. (Vergl. auch Verhandl. der Anat. Gesellsch. 14. Versamml. in Pavia, 1900.)
— Sviluppo e conformazione delle pleure negli uccelli. (Continuazione e fine.) Monit. zool. ital Anno XII. Nr. 5 1901.
Bles, E. S., On the Openings in the Wall of the Body Cavity of Vertebrates. Proceed. Royal Soc. Vol. LXII. London 1897.
— — The Correlated Distribution of Abdominal Pores and Nephrostomes in Fishes. Journ. Anat and Physiol. Vol. XXXII. 1898. (Enthält ein ausführliches Literaturverzeichnis.)
Brachet, A., Sur le développement de la cavité hépatocentérique chez les Amphibiens. Anat. Anz. XI. Bd. Nr. 21. 1896.
— — Recherches sur l'Évolution de la Portion céphalique des Cavités pleurales et sur le Développement de la Membrane pleuro-péricardique. Journ. de l'Anat. et de Physiol. XXXIIIe Année 1897. Sept. Oct.
Bridge, Pori abdominales of Vertebrates. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XIV.
Broman, J., Die Entw.-Geschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Rezessbildungen bei Wirbeltieren. Entwickelungsgeschichtl. Monographien, I. Wiesbaden 1904.
— — Über die Entwickelung der Mesenterien, der Leberligamente und der Leberform bei den Lungenfischen Semon, Forsch.-Reisen Bd. I. Jen. Denkschr. Bd. IV. 1905.
Butler, G. W., On the Subdivision of the Body-Cavity in Lizards, Crocodiles and Birds. Proceed. Zoolog. Soc. London 1889 and 1892.
Endres, H., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie des Darmes, des Darmgekröses und der Bauchspeicheldrüse. Arch. f. mikr. Anat. u. Bd. XL. 1892.
Gegenbaur, C., Bemerkungen über die Pori abdominalis. Morph. Jahrb. Bd. X. 1885.
Klaatsch, H., Zur Morphol. der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XVIII. 1892. (Enthält zugleich eine Fülle von Material über die Konfiguration des Tractus intestinalis, der Milz, Leber etc.) (Vergl. Bd. XX.)
Lataste, F., et Blanchard, R., Le peritoine du Python etc. Extr. de bull. de la Soc. Zool. de France pour 1879.
Mathes, P., Zur Morph. d. Mesenterialbildungen bei Amphib. Morph. Jahrb. XXIII. Bd. 1895.
Mall, F. P., Develop. of the human Coelom Journ. of Morph. Vol. XII. Nr. 2. 1897.
Ruge, G., Der Verkürzungsprozess am Rumpf von Halbaffen. Morph. Jahrb. XVIII. Bd. 1892.
— — Die Grenzlinien der Pleurasäcke und die Lagerung des Herzens bei Primaten, insbesondere bei den Anthropoiden. Morph. Jahrb. Bd. XIX. 1892.
Selger, B., Stud. zur Entwickelungsgeschichte des Coeloms und des Coelomepithels der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. X. 1885.
Swaen, A., Note sur la topographie des Organes abdominaux et sur les dispositions du Peritoine. Bibliogr. anat. fasc. 4. année 1899.

Digitized by Google

Tanja, T., Über die Grenzen der Pleurahöhlen bei den Primaten und einigen anderen Säugetieren. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
Toldt, C., Über die massgebenden Gesichtspunkte in der Anatomie des Bauchfelles und der Gekröse. Denkschrift der K. K. Akad. zu Wien. Math.-naturw. Klasse, Bd. LX. 1893.
— — Über die Geschichte der Mesenterien. Ref. Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der VII. Versamml. in Göttingen vom 21.—24. Mai 1893.
Turner, On the Pori abdominales in some Sharks. Journ. of Anatomie und Physiologie. Vol. XIV.
Weber, M., Die Abdominalporen d. Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. XII. 1887.

K. Zirkulationsorgane.

Ausser den früher schon namhaft gemachten grösseren Werken, den Monographien, den Lehr- und Handbüchern der vergl. Anat. und Entwickelungsgeschichte etc. vergleiche man noch:

Allen, W. F., The Blood-Vascular System of the Loricati, The Mail-Checked Fishes Proc. Washington Acad. of Science. Vol. VII. 1905.
Ayers, H., The Morphology of the Carotids, based on a study of the Blood-Vessels of Chlamydoselachus anguineus. Bull. Mus. Comp. Zoology Harvard College, Vol. XVII. 1889.
Branchi, A., Morfologia delle arteriae coronariae cordis. Arch. Ital. di Anat. et di Embryologia. Vol. III. 1904. (Umfasst alle Hauptgruppen der Wirbeltiere.)
Bardeleben, K. von, Über Begleitvenen. Deutsche med. Wochensch. 1904. Nr. 14. (Vergl. auch Sitz.-Ber. der Jenaischen Gesellsch. f. Med. u. Naturwiss. Jen. Zeitschr. 1880. Bd. 14.)
Barkow, H. C. L., Disquis. de arteriis mammalium et avium. Nova acta Acad. Leop. Tom. XX. 1843.
— — Die Blutgefässe, vorzüglich die Schlagadern der Säugetiere in ihren wesentlichsten Verschiedenheiten dargestellt. Breslau 1866.
Beddard, F. E., Note on the presence of an Anterior abdominal Vein in Echidna. Proc. Zool. Soc. London. 18. Novbr. 1884 und im Zool. Anz. VII. No. 182. 1884.
— — On the heart of Apteryx. Proc. Zool. Soc. of London. Febr. 17. 1885.
van Bemmelen, Die Halsgegend der Reptilien. Zool. Anz. X. Bd. 1887. (Handelt von den Branchialbögen; vergl. auch das grosse, bei der Gesamtliteratur d. Reptilien angeführte Werk desselben Verfassers.)
Bernays, A. C., Entwickelungsgeschichte der Atrioventrikularklappen. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.
Bertelli, D., Il condotto mentale mediano. L'arteria sottolingnale. L'arteria sottomentale. Arch. di Anat. e di Embryologia. Vol. II. Fasc. 1. 1903.
Bethge, E., Das Blutgefässsystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus, mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIII. 1898.
Biétrix (Vergl. die Atmungsorgane).
Bischoff, Th., Über den Bau des Krokodilherzens etc. Arch. für Anat. und Physiol. 1836.
Bizzozero, G., Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarkes bei Vögeln. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890. (Enthält zugleich viele Literaturangaben über die Genese der Blutzellen.)
Boas, E. V., Über Herz und Arterienbogen bei Ceratodus und Protopterus. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1889.
— — Über den Conus arteriosus bei Butirinus u. bei anderen Knochenfischen. Ebendas.
— — Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Ebendaselbst. Bd. VII. 1881.
— — Beiträge zur Angiologie der Amphibien. Ebendaselbst. Bd. VIII. 1882.
— — Über die Arterienbogen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1887.
Boeke, J., On the development of the myocard in Teleosts. R. Akad. d. Wetensch. Amsterdam. Vol. VI. 1903.
Born, G., Beitr. zur Entwickelungsgeschichte des Säugetierherzens. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XXXIII. 1889.
Brachet, A., Recherches sur le développement du cœur, des premiers vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodèles (Triton alpestris). Arch. d'Anat. Microsc. publ. par Balbiani et Ranvier. T. II. fasc. II. 1898.

Digitized by Google

Brachet, A., Rech. sur l'origine de l'appareil vasculaire sanguin chez les Amphibiens. Arch. de Biologie. T. XIX. 1903.
Brenner, A., Über das Verhältnis des Nerv. laryngeus inferior vagi zu einigen Aortenvarietäten des Menschen und zu dem Aortensystem der durch Lungen atmenden Wirbeltiere überhaupt. Arch. f. Anat u. Physiol. 1883.
Brücke, Beitr. zur vergl. Anatomie und Physiologie des Gefässsystems der Amphibien. Denkschr. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. III. 1852.
Bruner, H. L., On the Heart of Lungless Salamander's. Journ. of Morphol. Vol. XVI. No. 2. 1900.
Buller, A. H. R., Abnormal Anterior Abdominal Vein in a Frog. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXX. 1898.
Cadiat, M., Du developp. de la partie céphalo-thoracique de l'embryon, de la formation du diaphragme, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'œsophage. Journ. de l'anat. et de la physiol. Vol. XIV. 1878.
Calori, L., Anatomie del Axolotl. Memorie della Accad. delle Scienze di Bologna. Tom. III. 1851.
— — Sugli organi della circolazione e della respirazione dei gyrini della Rana esculenta e delle larve della Salamandra cristata. Nuov. Ann. dell. Scienz. nat. di Bologna. Ann. I. 1838.
Carazzi, D., Sul sistema arterioso di Selache maxima e di altri Squalidi (Acanthias vulgaris, Mustelus vulgaris, Scyllium catulus, S. canicula, Squatina vulgaris). Anat. Anz. XXVI. Bd. 1905. (Enthält auch ein Literatur-Verzeichnis.)
Claypole E. J., An Investigation of the Blood of Necturus and Cryptobranchus. Proc. Americ. Microscop. Soc. Vol. XV. 1893.
Dall' Acqua, U., e Meneghetti, A., Ricerche di Anatomia comparata sulle Arterie della faccia. Arch. Ital. Anat. Embr. Vol. IV. 1905.
— — Ricerche di Anatomia comp. sulle Arterie della faccia. (Fortsetz. a. d. Vol. IV. Fasc. 1 des Arch. Ital. di Anat. e di Embr. Vol. IV. fasc. 2. 1905.
Dekhuizen, M. C., Über das Blut der Amphibien. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der VI. Versammlung in Wien. 1892.
Dennstedt, A., Die Sinus durae matris der Haussäugetiere. Anat. Hefte. H. 75. 1904.
Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XV. Neue Grundlagen zur Beurteilung der Metamerie des Kopfes. Mitt. Zool. Stat. zu Neapel. IX. Bd. 1890.
Duvernoy, Note sur la structure du cœur des Crocodiliens. Journ. de l'Institut. 1838.
Ebner, V. v., Über klappenartige Vorrichtungen in den Arterien der Schwellkörper. Verhandl. d Anat. Gesellsch. Versamml. in Pavia. April 1900.
Ecker, A und Wiedersheim, R., Die Anat. des Frosches. Braunschweig 1864—82. III. Aufl. neu bearbeitet von E. Gaupp.
Edwards, Henri Milne, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. T. II. 1858
Eisler, P., Das Gefäss- und periph. Nervensystem des Gorilla. Halle a S. 1890.
Ewart, J. Cossar (Vergl. die Atmungsorgane).
Felix, W., Beitr. zur Entwickelungsgeschichte der Salmoniden. Anatom. Hefte, I. Abt. H. 25 (8. Bd. H. 2.) (Enthält u. a. Angaben über die Aorta und Vena cardinalis.)
Ficalbi, E., Su alcuni Vasi sanguiferi tegumentali di un anfibio (Hyla viridis) e sui loro rapporti con derma e epidermide „Sperimentale (Archivio di Biologia)". Anno LIII (1899). fasc. I. (Enthält u. a. eine ausführliche Literaturübersicht über die Vaskularisation der Amphibienhaut im allgemeinen.)
Franque, Nonnulla ad Amiam calvam accuratius cognoscendam. Berlin 1847.
Fritsch, G., Zur vergl. Anatomie des Amphibienherzens. Arch. f. Anat. und Physiol. 1869.
Fuchs, H., Über die sogenannte „intrazelluläre" Entstehung der roten Blutkörperchen junger und erwachsener Säuger. Anat. Hefte. Heft LXVIII. Bd. 22. 1903.
Gegenbaur, C., Zur vergl. Anatomie des Herzens. Jenaische Zeitschr. Bd. II. 1866.
Giglio-Tos, E., Sulle Cellule del Sangue della Lampreda. Accad. R. delle Sc. di Torino. Classe di Sc. Fis. Mat. e Nat. Ser. 2a. T. XLVI.
— — La Struttura e l'evoluzione dei Corpuscoli rossi del Sangue nei Vertebrati. Accad. Reale delle Sc. di Torino. Anno Ser. 2a. T. XLVII. 1896/97. (Enthält zugleich ein grosses Literaturverzeichnis über die Histologie des Blutes.)
— — I Trombociti degli Ittiopsidi e dei Sauropsidi. Ebendaselbst. Anno 1897/98. Ser. 2a. T. XLVIII. (Vergl. auch die beiden Aufsätze desselben Autors im Anat. Anz. XV. Bd. 1899.)
Göppert, E., Über Rückbildung und Ersatz der Arteria brachialis bei Echidna. Morph. Jahrb. XXXIII. Bd. 1905.
Gompertz, C., Über Herz und Blutkreislauf bei nackten Amphibien. Arch. f. Anat.

Digitized by Google

und Physiol. (Physiol. Abt.) 1884. (Enthält eine mustergültige Beschreibung der Anat. u. Physiologie d. Anurenherzens.)
Grafe, E., Die Urnieren-Pförtader beim Hühnerembryo. Inaug.-Diss. Bonn 1904.
Gregory, E. H. jun., Beitr. z. Entw. der Knochenfische. Anat. Hefte. I. Abt. LXIV u. LXV. H. (XX. Bd.) 1902. (Handelt u. a. vom Herzen).
Greil, A., Beitr. z. vergl. Anat. u. Entw.-Gesch. des Herzens und des Truncus arteriosus der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XXXI. 1903.
— — Über die Entwickelung des Truncus arteriosus der Anamnier. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. 17. Versamml. in Heidelberg. 1903.
Grosser, O. und Brezina, E., Über die Entwickelung der Venen des Kopfes und Halses der Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII. 1895.
— — Zur Anatomie und Entw.-Gesch. des Gefässsystems der Chiropteren. Anat. Hefte. I. Abt. H. LV. (XVII. Bd. H. 2.)
Gurlt, Anatomische Abbildungen der Haussäugetiere.
Hahn, Commentatio de arteriis unalis. Hannover 1830.
Hasse, C., Die Ursachen des rechtzeitigen Eintritts der Geburtstätigkeit beim Menschen. Zeitschr. f. Geburtshilfe und Gynäkologie. Bd VI. Heft 1.
His, W., Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880—1885.
Hoche, A., Vergl. Anatomisches über die Blutversorgung der Rückenmarksubstanz. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropologie. Bd. I. 1899.
Hochstetter, F., Über den Einfluss der Entwickelung der bleibenden Nieren auf die Lage des Urnierenabschnittes der hinteren Kardinalvenen. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888.
— — Über das Gekröse der hinteren Hohlvene. Ebendaselbst.
— — Über die Bildung der hinteren Hohlvene bei den Säugetieren. Anat. Anz. II. 1887.
— — Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morphol. Jahrb. Bd. XIII. 1888. (Enthält zugleich ein ausführliches Literaturverzeichnis.) Über die Entwickelung der Abdominalvene bei Salamandra vergl. Bd XXI. 1893.)
— — Über die ursprüngliche Hauptschlagader der hinteren Gliedmasse des Menschen und der Säugetiere nebst Bemerkungen über die Entwickelung der Endäste der Aorta abdominalis. Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890.
— — Über die Entwickelung der Extremitätenvenen bei den Amnioten. Ebendaselbst. Bd. XVII. 1891.
— — Entwickelungsgeschichte des Gefässsystems (Referat). In: Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet.
— — Beitr. zur Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. II. Reptilien (Lacerta, Tropidonotus). Morphol. Jahrb. XIX. Bd. 1892. III. Säuger. XX. Bd. 1893.
— — Beitr. z. Anat. u. Entwickelungsgeschichte des Blutgefässsystems der Monotremen. Aus Semon, Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. 1896.
— — Ein Beitr. z. vergl. Anat. d. Venensystems d. Edentaten. Morph. Jahrb. Bd XXV. 1897.
— — Über die Arterien des Darmkanals der Saurier. Morph. Jahrb. Bd. XVI. 1898.
Hoffmann, C. K., Zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Blutgefässe bei den Selachiern. Morphol. Jahrb. Bd. XIX 1893.
— — Zur Entwickelungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern. Morph. Jahrb. XX. Bd. 1893.
— — Untersuchungen über den Ursprung des Blutes und der blutbereitenden Organe. Verhandl. d. K. Akad. Wissensch. zu Amsterdam. (II. Sect.) 3. Teil. Nr. 4. 1894.
Hofmann, M., Zur vergl. Anat. der Gehirn- und Rückenmarksvenen der Vertebraten. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. III. H. 2. 1901.
Holbrook, A. T., The Origin of the Endocardium in Bony Fishes. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harv. Coll. Vol. XXV. Nr. 7. 1894.
Howes, G. B., Note on the Azygos Veins in the Anurous Amphibia. Proc. Zool. Soc. London 1888.
— — On the intestinal Canal of the Ichthyopsida, with especial reference to its Arterial Supply and the Appendix digitiformis. Linn. Soc. Journ. Zool. Vol. XXIII 1890.
Hoyer, H., Zur Morphologie des Fischherzens. Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie. Juillet. 1900.
Hubrecht, A. A. W., Studies in Mammalian Embryology. I. The Placentation of Erinaceus europaeus with Remarks on the Phylogeny of the Placenta. Quart. Journ. of mikr. Science. Vol. XXX. Nr. 3.

Digitized by Google

Huschke, Über die Karotidendrüse einiger Amphibien. Treviranus' Zeitschr. f. Physiologie. Bd. IV. 1831.
Hyrtl, J., Berichtigungen über den Bau des Gefässsystems von Hypochthon Laurentii. Medizin. Jahrb. des österr. Staates. Bd. XLVIII. 1844.
— — Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatom. Wien 1865.
— — Beobachtungen aus dem Gebiete der vergl. Gefäßlehre. Medizin. Jahrb. d. österr. Staates. Bd. XXIV. S. 69; 232; 376.
— — Das arterielle Gefässsystem der Edentaten. Denkschr. d. Akad. zu Wien. Bd. VI. S. 21.
— — Das arterielle Gefässsystem der Monotremen. Ebendaselbst. Bd. V. S. 1.
— — Das arterielle Gefässsystem der Rochen. Denkschr. Akad. Wien. XV. Bd. 1858.
— — Die Kopfarterien der Haifische. Denkschr. Akad. Wien. XXXII. Bd. 1871.
Huxley, On the structure of the Skull and the Heart of Menobranchus lateralis. Proc. of the Zool. Soc of London 1874.
Jackson, C. M., An Investigation of the Vascular System of Bdellostoma Dombeyi. Journ. Cinc. Soc. Nat. History. Vol. XX. Nr. 1. Art. 2. 1901.
Jaquart, Mém. sur plusieurs points du système veineux abdominal du Caiman. Ann. des sc. nat. Tom. IV.
— — Mém. sur les organes de la circulation chez le Python. Ebendaselbst.
Julin, Ch., Des origines de l'aorte et des carotides chez les poissons Cyclostomes. Communic. prélim. Anat. Anz. Jahrg. II. 1887.
Kellicott, Ww. E., The Development of the Vascular and Respiratory Systems of Ceratodus. New York Academy of Sciences, Mem. Vol. II. p. IV. 1905. (Vergl. auch: Anat. Anz. XXVI. Bd. 1905.)
Kupffer, C. von, Über die Entwickelung von Milz und Pankreas. Münch. med. Abhandlungen. Arbeiten aus dem anatom. Institute. Herausgeg. von C. v. Kupffer und N. Rüdinger, VII. Reihe. 4. Heft. München 1892.
Lang, A., Beitr. zu einer Trophocoeltheorie, Betrachtungen und Suggestionen über die phylogenetische Ableitung der Blut- und Lymphbehälter, insbesondere der Artikulaten. Mit einem einleitenden Abschnitt über die Abstammung der Anneliden. Jena 1903.
— — Fünfundzwanzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Centralteile des Blutgefässsystems der Tiere. Viertelj. Schr. d. Naturf Gesellsch. in Zürich. Jahrg. 47. 1902.
Langer, A., Über die Entwickelungsgeschichte des Bulbus cordis bei Amphibien und Reptilien. Morphol. Jahrb. XXII. Bd. 1894.
Legros, R., Contrib. à l'étude de l'Appareil vasculaire de l'Amphioxus. Circulation des parois du corps. Mitteil a. d. Zool. Stat. zu Neapel. 15. Bd. 4. H. 1902.
Levi, G., Morfologia delle arterie iliache. Arch. italian. di Anatomia e di Embriologia. Vol. I. 1902.
Lewis, F. T., The Shape of Mammalian Red Blood Corpuscles. Journ. Medic. Research. Vol. X. Nr. 4. N. 5. Vol. V. Nr. 4. January 1904.
Mac Callum, J. B., On the Muscular Architecture and Growth of the Ventricles of the Heart. Vol. IX. John Hopkins Hosp. Reports 1900.
Mc. Clure, C. F. W., On the Frequency of Abnormalities in Connection with the Postcaval Vein and its Tributaries in the Domestic Cat (Felis domestica) Americ. Naturalist. Vol. 34. Nr. 399. 1900.
— — A Contribution to the Anatomy and Development of the Venous System of Didelphys Marsupialis. Part I, Anatomy, Vol. II, Nr. 3, 1903. Vergl. auch die dasselbe Thema behandelnden Arbeiten 1. in Anat. Anz. Bd. 18, 2. in Zool. Bulletin Vol. II. Nr. 63) in Science, N. S. Vol. XV. Nr. 379.
Mackay, J. Y., The Development of the Branchial Arterial Arches in Birds etc. Philos. Transact. Royal Soc. of London. Vol. 179. 1888.
Mall, J. P., Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. K. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. Bd. XIV. Nr. III. Leipzig 1887.
Marshall M., and Bless, E. J., The Development of the Blood Vessels in the Frog. Studies from the Biologic. Laboratories of the Owen's College. Vol. II. Manchester 1890.
Masslow, G., Einige Bemerkungen zur Morphologie und Entwickelung der Blutelemente. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickelungsgeschichte. LI. Bd. 1897.
Maurer, F., Die Kiemen und ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien etc. Morph. Jahrb. Bd. XIV.
Mayer, P., Über die Entwickelung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Mitteil. aus der zool. Station zu Neapel. VII. Bd. 1887.

Digitized by Google

Mayer, P., Über die Eigentümlichkeiten in den Kreislaufsorganen der Selachier. Ebendaselbst. VIII. Bd. 1888.
Mehnert, E., Über Ursprung und Entstehung des Hämovasalgewebes (Gefässhofsichel) bei Emys lutaria und Struthio camelus. Morph. Arbeit, herausgeg. von G. Schwalbe, Bd. VI. Heft 1. 1896.
Miller, A. M., The Development of the Postcaval Vein in Birds. Americ. Journ. of Anat. Vol. II. 1903.
Minot, Charles Sedgwick, On a hitherto unrecognized Form of Blood Circulation without Capillaries in the organs of Vertebrata. Proc. Boston. Soc. Natural. History. Vol. XXIX. No. 10. 1900.
Müller, E., Beitr. z. Morphologie des Gefässsystems. I. Die Armarterien des Menschen. II. Die Armarterien der Säugetiere. Anat. Hefte. H. 70. 22. Bd. 1903 und H. 81. 27. Bd. 1904.
Müller, J., Über das Gefässsystem der Fische. Abhandlungen der Berliner Akademie. 1839.
— — Ideen zur Vergleichung der Blutgefässstämme d. verschiedenen Klassen der Wirbeltiere. Ebendaselbst.
— — Über die Wundernetze. Ebendaselbst
Nicolai, Untersuchungen über den Verlauf und die Verteilung der Venen bei Vögeln, Amphibien und Fischen, besonders die Venen der Nieren betreffend. In: Isis, 1826.
Nitsch, Observationes de avium art. carotid. comm. Halle 1829.
Oppel, A., Unsere Kenntnis von der Entstehung der roten und weissen Blutkörperchen. Centralbl. f. allgem. Pathologie und pathol. Anatamie. III. Bd. 1892. (Zusammenfassendes Referat über die Arbeiten von 110 Autoren).
Owen, R, On the sructure of the Heart in the Perennibr. Transact. of the Zool. Soc. of London 1835.
Panizza, Sulla Struttura del cuore e della circolazione del sangue del Crocodilus lucius. Biblioth. ital. LXX. 87.
Pardi, F., Intorno alle cosidette cellule vaso-formative e alla origine intercellulare degli eritrociti. I. Ricerche sul grande omento dei Mammiferi. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XXII. 1905.
— — Eritrociti nucleati (eritoblasti) ed anucleati, leucoblasti e cellule giganti (megacariociti) nel grande omento del coniglio. Arch. di Anat. e di Embriol. Vol. IV. 1905. (Vergl. auch die Arbeit desselben in Mem. Soc. Tosc. Sc. Nat. Vol. XXI 1905.)
Parker, G. H., and Tozier, C. H., The thoracic Derivatives of the Postcardinal Veins in Swine. Bull. of the Museum of Comparat. Zoöl. at Harvard College. Vol. XXXI. No. 6. 1898.
Parker, T. J., On the Blood-Vessels of Mustelus antarcticus etc. Philos. Transact. of the Royal Society. Vol. CLXXVII. 1886.
— — On the Venous System of the Skate Traus. New Zeal. Inst. Vol. XIII. 1880.
Parker, W. N., On the occasional Persistence of the Left Posterior Cardinal Vein in the Frog, with Remarks on the Homologies of the Veins in the Dipnoi. Proceed. Zoolog. Soc. of London, 1889.
Parker, G. H., and Davis, Frederica K., The Blood Vessels of the Heart in Carcharias, Raja and Amia. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. XXIX. No. 8. 1899.
— — Note on the Blood-Vessels of the Heart in the Sunfish (Orthagoriscus mola) Linn. Anat. Anz. XVII. Bd. 1900.
Popowsky, J., Phylogenesis des Arteriensystems der unteren Extremitäten bei den Primaten. Anat. Anz. VIII. u. X. Bd. Jahrg. 1893, 1894.
Quain, The Anatomy of the arteries of the human body. London 1844.
Rabl, C., Über die Bildung des Herzens der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XII. 1887.
— — Über die Entwickelung des Venensystems bei Selachiern. Aus der Festschrift zum 70. Geburtstage N. Leuckart's. Leipzig 1892.
Raffaele, F., Sistema vasculare nei Selacei. Mitteilg. der Zoolog. Station zu Neapel 1892.
Rapp, Über die Wundernetze. Meckel's Archiv 1827.
Rathke, H., Über die Entwickelung der Arterien, welche bei den Säugetieren von den Bogen der Aorta ausgehen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843.
— — Untersuchungen über die Aortenwurzel der Saurier. Denkschrift der Wiener Akad. Vol. XIII. 1857.
— — Untersuchungen über die Arterien der Verdauungswerkzeuge der Saurier. Abhdl. d. Akad. d. Wissensch. München. Math.-phys. III. Bd. IX. 1863.
— — Über die Bildung der Pfortader und der Lebervenen bei Säugetieren. Meckel's Archiv. 1830.

Digitized by Google

Rathke, H., Über den Bau und die Entwickelung des Venensystems der Wirbeltiere. Bericht über das naturhist. Seminar der Universität Königsberg. 1838.
— — Entwickelungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
Rex, H., Beitr. z. Morphologie der Hirnvenen der Elasmobranchier. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
— — Beitr. z. Morphologie der Hirnvenen der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.
Robin, Ch., Die zahlreichen Arbeiten dieses Autors über das Blut- und Lymphgefäss-System finden sich alle in der Arbeit von F. Hochstetter (Literaturverzeichnis) aufgeführt.
Röse, C., Zur Entwickelungsgeschichte des Säugetierherzens. Morphol. Jahrb. Bd. XV. 1889.
— — Beitr. zur vergl. Anatomie des Herzens der Wirbeltiere. Ebendaselbst. Bd. XVI. 1890.
Rückert, J., Über die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässstämme bei Selachierembryonen. Biol. Centralbl. Bd. VII. 1888.
Ruge, G., Varietäten im Gebiete der Arteria femoralis des Menschen. — Der Gefässkanal im Adductur magnus. Morph. Jahrb. Bd. XXII. 1894.
— — Beitrag zur Gefässlehre des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. IX. 1883.
Rusconi, Descrizione anatomica degli organi della circolazione delle Larve delle Salamandre acquatiche. 1817.
— — Développement du Grénouille comm. 1826.
— — Hist. nat., développement et metamorphose de la Salamandre terrestre. 1854.
Sabatier, Observations sur les transformations du système aortique dans la série des Vertébrés. Annal. d. sc. nat. Sér. 5. Tom. XIX.
— — Études sur le coeur dans la série des Vertébrés. Montpellier et Paris 1873.
Salvi, G., Arteria dorsalis pedis. Atti della Soc. Tosc. di Sc. Nat. resid. i. Pisa. Mem., Vol. XVII. 1898.
— — „Arteriae superficiales" e „Arteriae comitantes" della Estremità Inferiore. Monit. Zool. Ital. Anno X. N. 2—3. 1899.
Salzer, H., Über die Entwickelung der Kopfvenen des Meerschweinchens. Morph. Jahrb. Bd. XXIII. 1895.
Sarasin, P. und H., Ergebnisse naturwiss. Forschungen auf Ceylon etc. II. Bd. 4. Heft. (Behandelt die Gefässverhältnisse von Epicrium glutinosum.)
Santhoff, A., and van Vorhis, J. H., The Vascular System of Necturus maculatus. Bull. Univ. Wisconsin, No. 33. Science Ser., Vol. II. No. 3. 1900.
Schwalbe, E., Über die Varietäten der menschlichen Arteria mediana in ihrer atavistischen Bedeutung. Inaug.-Diss. Heidelberg 1895. (Enthält auch die einschlägige Literatur.)
— — Zur vergleich. Anatomie der Unterarmarterien, speziell des Arcus volaris sublimis. Morph. Jahrb. XXIII. Bd.
— — Haben die Blutplättchen eine einheitliche Genese? Wiener Klinische Rundschau. 1903. Nr. 9.
Schweigger-Seidel, Das Herz. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.
Silvester, C. F., The Blood-Vascular System of the Tile-Fish, Zopholatilus Chamaeleonticeps. Bull. Bureau of Fisheries, for 1904. Vol. XXIV. Washington 1904.
Sobotta, J., Über die Entwickelung des Blutes, des Herzens und der grossen Gefässstämme der Salmoniden, nebst Mitteilungen über die Ausbildung der Herzform. Anat. Hefte. H. LXIII. (19. Bd., H. 3.) 1902.
Spencer, W. B., Contrib. to our Knowledge of Ceratodus. Part. I. The Blood Vessels. Macleay Mem. Vol. 1892.
Spengel, J. W., Beitrag zur Kenntnis der Kiemen des Amphioxus. Zoolog. Jahrbuch. IV. Bd.
Steinach, E., und Kahn, R. H., Echte Kontraktilität und motorische Innervation der Blutkapillaren. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 97. 1903.
Sterzi, G., I vasi sanguigni della midollo spinale degli uccelli. Arch. Anat. e di Embriol. Vol. II. Fasc. 1. 1903.
— — Die Blutgefässe des Rückenmarks. Untersuchungen über ihre vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Anat. Hefte. I. Abt. 74. H. (24. Bd. H. 1.) 1904.
Stöhr, Ph., Conus arteriosus der Selachier und Ganoiden. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
Strahl, H., und Carius, F., Beitr. zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Körperhöhlen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1889.
Swaen, A., und Brachet, A. (Vergl. die bei den Monographien etc. aufgef. Arbeit.)

Digitized by Google

Tandler, J., Zur vergl. Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Kl. LXVII. Bd. 1898.
— — Zur vergl. Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. Anatom. Hefte. I. Abt. LIX H. (XVIII. B. H. 2.) 1901.
— — Zur vergl. Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. Anatom. Hefte. I. Abt. LIX. H. (XVIII. Bd. H. 2.) 1902.
— — Zur Entwickelungsgesch. der menschl. Darmarterien. Anat. Anz. Ergänz.-Heft z. XXIII. Bd. 1903.
— — Zur Entwickelungsgesch. der Kopfarterien bei den Mammalia. Morpholog. Jahrb. 30. Bd. 1902.
Thomson, A., Entwickelung des Gefässsystems im Fetus der Wirbeltiere. Edinburgh, New. philos. journ. vol. IX. 1830.
Türstig, J., Mitteil. über die Entwickelung der primitiven Aorten nach Untersuchungen an Hühnerembryonen. Inaug.-Diss. Dorpat 1886.
Vialleton, L., Étude sur le coeur des Lamproies etc. Arch. d'Anatom. microsc. t. VI, fasc. II et III, 1903.
Vriese, B. de, Rech. sur l'évolution des vaisseaux sanguins des membres de l'homme. Extr. des Arch. de Biologie. T. XVIII. 1902.
Weidenreich, F., Studien über das Blut und die blutbildenden und blutzerstörenden Organe. Arch. f. mikr. Anat und Entwickelungsgesch. Bd. 61. 1902.
— — Das Schicksal der roten Blutkörperchen im normalen Organismus. Anatom. Anz. Bd. XXIV. 1903.
— — Die roten Blutkörperchen. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. XIII. Bd. 1903.
Weismann, A., Über die Muskulatur des Herzens beim Menschen und in der Tierreihe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861.
Wiedersheim, R., Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
Wenckebach, K., Beitr. zur Entwickelungsgeschichte d. Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII. 1886. (Befasst sich u. a. mit der Entwickelung des Herzens u. der Blutgefässe.)
Young, A. H., and Robinson, A., The Development and Morphology of the Vascular System in Mammals. I. The Posterior End of the Aorta and the Iliac Arteries. Proc. Royal. Soc. Vol. LXII. London 1898. (Vergl. auch die Arbeit von Young über dasselbe Thema in Journ. of Morph. and Physiol. Vol. XXXI. 1898.)
Zander, R., und Stieda, H., Persistenz des Urnierenteiles der linken Kardinalvene. Anat. Hefte, herausgeg. v. Merkel u. Bonnet. I. Abt. Heft 4. 1892.
Zarnik, B., Über segmentale Venen bei Amphioxus und ihr Verhältnis zum Ductus Cuvieri. Anat. Anz. XXIV. Bd. 1904.
Ziegler, H. E., Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX.
— — Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Ber. der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br. IV. Bd. 1889.
— — Über die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbeltieren (Vortrag). Abgedr. in den Verhandl. d. Deutschen Zool. Gesellsch. 1892.
Zuckerkandl, E., Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Arterien des Vorderarms. Anat. Hefte, I. Abt. (IV. Bd. Heft 1.)
— — Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Vorderarmes, des Unterschenkels u. Fusses. Ebendaselbst. V. Bd. Heft 2.

Lymphgefäss-System.

Ayers, H., Beitr. z. Anatom. u. Physiol. d. Dipnoër. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XVIII. N. F. XI. Bd. 1885.
Bannwarth, Untersuchungen über die Milz. I. Teil. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891.
Barkow, Der Winterschlaf. Berlin 1846. Bespricht die sogen. Winterschlafdrüse verschiedener Tiere.
Bojanus, Anatome testudinis europaeae. Vilnae 1818—21.
Budge, A., Über Lymphherzen bei Hühnerembryonen. Archiv f. Anatom. u. Physiolog. 1882.
— — Untersuch. über die Entwickelung des Lymphsystems beim Hühnerembryo. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1887.
Billroth, Th., Beitr. z. vergl. Histologie d. Milz. Virchow's Arch. Bd. XX u. XXII. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI.

Digitized by Google

Choronshitzky, Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. Anatom. Hefte. XLII/XLIII. Heft. 13. Bd. H. II/III. 1900.
Czermack, N., Einige Ergebnisse über die Entwickelung, Zusammensetzung u. Funktion der Lymphknötchen der Darmwand. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893.
Fohmann, Das Saugadersystem der Wirbeltiere. I. Heft. Heidelberg 1827.
— — Über die Verbindung der Saugadern mit den Venen.
Frey, Über die Lymphdrüsen und Lymphgefässe des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1861.
Hammar, J. A., Das Schicksal der zweiten Schlundspalte beim Menschen. Zur vergl. Embryologie und Morphologie der Gaumentonsille. Anat. Anz. XXII. Bd. 1903.
Hatai, S., On the Presence in human Embryos of an Interscapular Gland corresponding to the so called Hibernating Gland of lower Mammals. Anatomischer Anzeiger. XXI. Bd. 1902.
Helly, K., Die Blutbahnen der Milz und deren funktionelle Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. LXI. 1902.
— — Hämolymphdrüsen. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. XII. Bd. 1902. (Enthält auch ein umfassendes Literaturverzeichnis.)
— — Zur Morphologie der Exsudatzellen und zur Spezifizität der weissen Blutkörperchen. Beitr. zur patholog. Anat. u. z. allgem. Patholog. Herausgeg. v. Prof. E. Ziegler. Bd. XXXVII. 1904.
Hyrtl, Über die Kopf- und Kaudalsinus der Fische etc. Arch. f. Anatom. und Physiol. 1843.
— — Über die Lymphherzen des Scheltopusik (Pseudopus Pallasii). Denkschr. d. Wien. Akad. Bd. I.
Jakobson, H., Beitr. zur Kenntnis der fetalen Entwickelung der Steissdrüse. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LIII. Bd. 1898.
Killian, G., Über die Bursa und Tonsilla pharyngea. Morph. Jahrb. Bd. XIV. 1888. (Enthält ein ausführl. Literaturverzeichnis.)
Kollmann, J., Die Entwickelung der Lymphknötchen in dem Blinddarm und in dem Processus vermiformis. Die Entwickelung der Tonsillen und die Entwickelung der Milz. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1900.
Laguesse, E., La rate est-elle d'origine entodermique ou mésodermique? Bibliographie anatomique, Janvier-Février 1894. 2 année. No. 1.
Lauth, Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des Oiseaux. Annal. scienc. nat. T. III. 1824.
Lewis, F. T., The Development of the Vena cava inferior. Americ. Journ. of Anatom. Vol. I. No. 3. 1902.
Mascagni, Prodome d'un ouvrage sur le système des vaisseaux lymphatiques. Sienne 1874.
— — Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et iconographia. Senis 1784.
Maurer, F., Die erste Anlage der Milz u. das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien Morph. Jahrb. Bd. XVI. 1890.
Meyer, J., Systema amphib. lymphatic. disquisitionibus novis examinatum. Berlin 1845.
Müller, J., Über die Lymphherzen der Amphibien. Archiv für Anatom. und Physiol. 1854.
— — Über die Lymphherzen der Chelonier. Abhandl. d. Berl. Akad. 1839.
— — Über die Lymphgefässe der Myxinoiden. Abhandl. d. Berl. Akad. 1839.
Müller, W., Über den feineren Bau der Milz. Leipzig 1865.
Nusbaum, J., Zur Morphol. des Saccus lymphaticus paravertebralis und einiger andern Lymphräume, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Pleuroperitonealhäute bei den Knochenfischen. Anat. Anz. XXIII. Bd. 1903.
Panizza, Osservazioni anthropozootomiche fisiologiche. Pavia 1830.
— — Sopra il systema linfatic. dei rettili. Ricerche zootomiche. 1833.
— — Über die Lymphherzen bei den Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1834.
Piper, H., (vergl. die bei der Leber- und Pankreas-Literatur aufgeführte Arbeit).
Ranvier, Leçons d'anatomie générale. Paris 1880.
— — Vergl. die zahlreichen Arbeiten dieses Autors in den Comptes rendus de l'académie des sciences, 1892—97.
Rapp, W., Über die Tonsillen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1839.
Recklinghausen, von, Die Lymphgefässe und ihre Beziehungen zum Bindegewebe. Berlin 1862.
Retterer, Parallèle des ganglions lymphatiques des Mammifères et des Oiseaux, Compt. rend. de l'Assoc. des anat., 4 session, Montpellier 1902.

Digitized by Google

Retzius, G., Biolog. Untersuchungen N. F. I. Nr. 4. Ein sog. Kaudalherz bei Myxine glutinosa. Stockholm 1890.
Rusconi, Riflessioni sopra il systema linfat. dei rettili. Pavia 1845.
— — Über die Lymphgefässe der Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843.
Sabin, F. R., On the Origin of the lymphatic System from the Veins and the development of the Lymph Hearts and Thoracic Duct. in the Pig. Americ. Journ. of Anat. Vol. I. No. 3. 1902.
Sala, L., Sullo sviluppo dei cuori linfatici e dei dotti toracici nell' embrione di pollo. Monitore zool. Ital. Anno X, No. 10. 1899. Ausführlicher in: Ricerche Lab. Anat. Roma e altri Lab. Biologici. Vol. VII. 1900.
Sappey, Ph. C., Études sur l'appareille mucipare et sur le système lymphatique des poissons. Paris 1880.
— — Description et iconographie des vaisseaux lymphatiques considérés chez l'homme et les vertébrés. Paris 1886.
Schiff, M., Remarques sur l'innervation des cœurs lymphatiques des Batraciens anoures. Tom. I. 1884 und II. 1885.
Stannius H., Über die Lymphherzen der Vögel. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843.
Stieda, L., Zur Histologie der Milz. Virchow's Arch. Bd. XXIV.
Stöhr, Ph., Zur Physiologie der Tonsillen.
— — Über Mandeln und Balgdrüsen. Arch. f. pathol. Anat. Bd. XCVII. Heft 2.
— — Über die peripheren Lymphdrüsen. Sitz.-Ber. der physik.-mediz. Gesellsch. zu Würzburg 1883.
— — Über den Bau der Conjunctiva palbebrarum. Ebendaselbst 1884.
— — Über die Lymphknötchen des Darmes Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889. (Enthält ein ausführliches Literaturverzeichnis über die Lymphapparate des Darmsystems.)
— — Die Entwickelung des adenoiden Gewebes der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Festschr. zur Feier des 50jähr. Doktor-Jubiläums von Nägeli und Koelliker. Zürich 1891.
— — Über die Entwickelung der Darmlymphknötchen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. a. d. XI. Versamml. in Genf. 1897.
— — Über die Entwickelung von Darmlymphknötchen und über die Rückbildung von Darmdrüsen. Arch. f. mikr Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. LI. 1898.
van der Stricht, O., Nature e division mitosique des globules blancs des Mammifères. Verhandl. der Anat. Gesellsch. a. d. VII. Versamml. zu Göttingen. 1893.
Teichmann, Das Saugadersystem vom anat. Standpunkte aus betrachtet.
Thomé, R., Beitr. z. mikrosk. Anat. d. Lymphknoten. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XXXVII. Bd. 1902.
Tonkoff, W., Zur Entw. der Milz bei Vögeln. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899 (vergl. auch dessen Arbeit im Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LVI. 1900.)
— — Über die Entwickelung der Milz bei Tropidonotus natrix. Anat. Anz. XXIII. Bd. 1903.
Valentin, Über die Struktur der Lymphherzen und Lymphgefässe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1839.
Vialleton et Fleury, Structure des ganglions lymphat. de l'oie. Compt. rend. Acad. scienc. Déc. 1901.
Vialleton, L., Les Lymphatiques du Tube digestif de la Torpille (Torpedo marmorata, Risso). Arch. d'Anat. microsc. T. V. fasc. III. 1902.
— — Lymphatiques valvulés etc. Bibliogr. anatom. T. XII. fasc. 1.
Vincent Swale, Harrisson, H. Spencer, On the haemolymph glands of some Vertebrates. Journ. Anat. et Physiol. Vol. XXXI.
— — On Haemolymph and Haemo-Lymphatic Glands. Proceed. Physiol. Soc. London. Febr. 1898.
Weber, E., Über das Lymphherz von Python tigris. Arch. f. Anat. und Physiol. 1835.
Weidenreich, Fr., Das Gefässsystem der menschl. Milz. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LVIII. (vergl. auch den Aufsatz Weidenreich's im XX. Bd. des Anat. Anz. 1901.) 1901.
— — Die Blutlymphdrüsen und ihre Beziehung zu Milz und Lymphdrüsen. Anat. Anz. XX. und XXI. Bd. Bd. 1902. Ergänzungsheft.
— — Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe. II. Bau und morphol. Stellung der Blutlymphdrüsen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 65. 1904.
Weliky, W., Über vielzählige Lymphherzen bei Salamandra macul. und Siredon piscif. Zool. Anz. Nr. VII. Nr. 183, 1884.
Wiedersheim, R., Über die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darm-

Digitized by Google

schleimhaut. Freiburger Festschrift zur 56. Versamml. deutsch. Naturf. und Ärzte. 1883.
Woit, O., Zur Entw. der Milz. Anat. Hefte 1897.
Zawarykin, J., Über das Epithel der Tonsillen. Anat. Anz. IV. 1889.
Zawarykin, Th., Über die Fettresorption im Dünndarm. Pflüger's Archiv f. die gesamte Physiologie. Bd. XXXI. 1883.
Vergl. auch noch die Lehrbücher der menschl. Anat., die z. T. (z. B. Quain-Hoffmann) reiche Literaturangaben über das Blut- und Lymphgefässsystem enthalten. Ebenso A. Ecker und R. Wiedersheim, Die Anotomie des Frosches. Braunschweig 1864—18882.

L. Urogenitalsystem.

Allgemeines.

Balbiani, H., Leçons sur la génération des Vertébrés. Paris 1879.
Balfour, F. M., On the origin and history of the urogenital organs of Vertebrates. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. X. 1876.
— — On the structure and development of the Vertebrate ovary. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XVIII. 1878.
Ballowitz, E., Zur Lehre von der Struktur der Spermatozoën. Anat. Anz. I. Jahrg. 1886.
— — Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoën etc. I. T.: Die Spermatozoën der Vögel. III. T.: Die Spermatozoën der Fische, Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII, 1888, resp. Bd. XXXVI, 1890.
— — Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 1889, und Pflüger's Arch. für die gesamte Physiologie. Bd. XLVI. Heft 8/9.
— — Die innere Zusammensetzung des Spermatozoënkopfes der Säugetiere. Centralbl. f. Physiol. 1891. Heft 3.
— — Die Bedeutung der Valentin'schen Querbänder am Spermatozoënkopf der Säugetiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1891.
— — Weitere Beobacht. über den feineren Bau der Säugetierspermatozoën. Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. LII. 1891.
— — Bemerk. zu der Arbeit von Dr. phil. Karl Ballowitz über die Samenkörper der Arthropoden nebst weiteren spermatolog. Beiträgen, betr. die Tunicaten, Mollusken, Würmer, Echinodermen und Coleuteraten. Ebendaselbst.
Ballowitz, K., Zur Kenntnis der Samenkörper per Arthropoden. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Physiol. Bd. XI. 1894.
Bardeleben, K. von, Die Entstehung der Samenkörper. Anat. Anz. XI. Bd. 1896. Vergl. auch den Bericht über die Naturf.-Versamml. Sept. 1891, sowie denjenigen über die Versammlung der Anat. Gesellsch. in Wien, Juni 1892. Ferner: Anatom. Anzeig. VIII. Bd. (Dimorphismus der männl. Geschlechtszellen bei Säugetieren.)
— — Weitere Beiträge zur Spermatogenese beim Menschen (8. Beitrag zur Spermatologie). Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. XXXI. B. N. F. XXIV. 1898.
Beard, J., The Origin of the segmental duct in Elasmobranchs. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887.
— — The Span of Gestation and the cause of Birth. Jena 1897.
Benda, C., Untersuch. über den Bau des funktionierenden Samenkanälchens einiger Säugetiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbeltierklasse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. 1887.
— — Die neuesten Publikationen auf dem Gebiete der Samenlehre. Kritische Studie. Internat. Centralbl. f. die Physiol. und Pathol. der Harn- und Sexual-Organe. Bd. I. Heft 1.
Beneden, E. von, De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire etc. Bull. Ac. roy. belgique. Vol. XXXVII. 1874.
— — Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand. u. Leipzig, 1883.
Biondi, D., Die Entwickelung der Spermatozoiden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV. 1885. (Enthält wichtige Literaturangaben über die Spermatogenese.)
Bonnet, R., Über die ektodermale Entstehung des Wolff'schen Ganges bei den Säugetieren. Münch. med. Wochenschr. Nr. 30. Jahrg. 1887.
— — Beitr. z. Embryologie des Hundes. Anat. Hefte. I. Abt. Heft XXVIII—XXX (IX. Bd. Heft 1/3.)
Born, G., Die Entwickelung der Geschlechtsdrüsen. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, herausgeg. von Merkel und Bonnet, 1895.
Boveri, Th., Über die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern bei Amphioxus. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.

Digitized by Google

Boveri, Th., Das Problem der Befruchtung. Jena 1902.
Broman, J., Über atypische Spermien (speziell beim Menschen) und ihre mögliche Bedeutung. Anat. Anz. XXI. Bd. 1902.
Brunn, A. von, Beitr. zur Kenntnis der Samenkörper und ihrer Entwickelung bei Säugetieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII. 1883.
Burnett, W. J., Researches on the Depelopment and intimate structure of the Renal Organs of the four Classes of the Vertebrates. American. Jour. of sciences and arts. II. Ser. Vol. XVII.
Disselhorst, R., Der Harnleiter der Wirbeltiere. Anatom. Hefte, herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet, I. Abt. (IV. Bd. Heft 1.)
— — Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Wiesbaden 1897.
Ebner, V. von, Unters. über den Bau der Samenkanälchen und die Entwickelung der Spermatozoiden bei den Säugetieren und beim Menschen. 1872.
— — Zur Spermatogenese der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888. (Enthält eine grosse einschlägige Literatur.)
Eimer, Th., Unters. über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Verhandl. der phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. N. F. VI. Bd.
Flemming, W., Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886.
— — Weitere Beobachtungen über die Entwickelung der Spermatozoën bei Salamandra macul. Ebendaselbst. Bd. XXXI. 1887.
Fürbringer, M., Zur vergl. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb., Vol. IV, 1878. (Enthält überdies noch ein ausführl. Literaturverzeichnis über die Exkretionsorgane der Wirbeltiere.)
Haacke, W., Über die Entstehung des Säugetieres. Biol. Centralbl. Bd. VIII. 1888.
Haddon, A. C., Suggestion respecting the epiblastic Origin of the Segmental Duct. Sc. Proc. Roy. Dubl. Soc. N. S. Vol. V. 1887.
Häcker, V., Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
— — Über die Selbständigkeit der väterl. und mütterl. Kernbestandteile während der Embryonalentwickelung von Cyklops. Ebendaselbst. Bd. XLVI. 1896.
— — Die Keimbahn des Cyklops. Neue Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtszellensonderung. Ebendaselbst. Bd. XLIX. 1897.
— — Über weitere Übereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Die Keimmutterzellen. Biol. Centralbl. Bd. XVII. 1897.
— — Über die Anatomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anat. Anz. XX. Bd. 1902.
— — Die Reifungserscheinungen. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. VIII. Bd. 1898.
— — Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb. Suppl. VII. (Weismann's Festschrift.)
Heidenhain, R., Mikrosk. Beitr. zur Anat. u. Physiol. der Niere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1874.
Hensen, V., Physiologie der Zeugung. Handbuch der Physiologie von L. Hermann. Bd. VI. 2. T.
Hermann, F., Beitr. zur Histologie des Hodens (behandelt Salamandra u. Maus.) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1889.
Hertwig, O., Vergleich von Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für zelluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
— — Das Problem der Befruchtung. Jena 1902.
Hoffmann, C. K., Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLIV. 1886.
Holl, M., Über die Reifung der Eizelle bei den Säugetieren. Sitz.-Ber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CII. Abt. III. Juni 1893.
Janosik, J., Bemerk. über die Entwickel. d. Genitalsystems. K. K. Akad. d. Wissensch. Wien 1890. Bd. XCIX. Abt. III.
Jensen, O., Die Struktur der Samenfäden. Bergen 1879.
Julin, Ch., Structure et développement des glandes sexuelles; ovogenèse, spermatogenèse et fécondation chez Styelopsis grossularia. Bull. scient. de la France et de la Belgique. T. XXV. 1893.
Keibel, F., Das Biogenetische Grundgesetz und die Cänogenese. Ergeb. d. Anat. und Entw.-Gesch. herausgeg. v. Merkel und Bonnet. VII. Bd. 1897.
Kleinenberg, N., Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXXV. 1881.
Kohlbrugge, J. H. F., Die Entwickelung des Eies vom Primordialstadium bis zur Befruchtung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LVIII. Bd. 1901.

Digitized by Google

Koelliker, A. Zur Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschr. f. wissensch. Zool. XLII. Bd. 1885.
Kollmann, J., Über Verbindungen zwischen Cölom und Nephridium. Festschrift zur Feier des 300jährigen Bestehens der Univ. Würzburg 1882.
La Valette St. George, Der Hoden. Abschnitt in dem Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. Herausgeg. von S. Stricker, Leipz. 1871. (Vergl. auch zahlreiche andere Abhandlungen dieses Autors über Spermatogenese im Arch. f. mikr. Anat.)
Schultze, O., Zur Frage von den geschlechtsbildendeu Ursachen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LXIII. 1903.
Sobotta, J., Die Furchung des Wirbeltiereies. Anat. Hefte. II. Abt. Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Herausgeg. von Fr. Merkel u. R. Bonnet. 1896. (Referat über 173 Arbeiten.)
Solger, B., Beitr. zur Kenntnis der Niere und besonders der Nierenpigmente niederer Wirbeltiere. Abhdl. d. naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Bd. XV. 1882.
Spee, Graf F., Über direkte Beteiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens. Arch. f. Anat. u. Phys. 1884.
— — Über weitere Befunde zur Entwickelung der Urniere. Mitteil. d. Vereins Schleswig-Holstein. Ärzte. Heft 11, 2, 1886.
Mc Gregor, J. H., The Spermatogenesis of Amphiuma. Journ. of Morphol., Suppl. to Vol. XV. 1899.
Meckel, H., Zur Morphologie der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der Wirbeltiere etc. Halle 1884.
Meves, F., Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LIV. Bd. 1899.
Mihalkovics, V. von, Entw. d. Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. I. Der Exkretionsapparat. II. Die Geschlechtsgänge. III. Die Geschlechtsdrüsen. Internat. Monatsschr. f. Anat u. Hist. Bd. II. 1885.
Minot, Charles Sedgwick, A sketch of comparative Embryology. The History of the Gonoblasts and the theory of sex. Americ. Naturaliste. February 1880. Einen Auszug davon enth. das Biol. Zentralbl. Nr. 12. Bd. II.
Mitsukuri, K., The ectoblastic Origin of the Wolffian Duct, in Chelonia. Zool. Anz. XI. Jahrg. 1888.
Müller, Joh., Bildungsgeschichte der Genitalien etc. Düsseldorf 1830.
Nagel, W., Das menschliche Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888.
Osawa, G., Nachtrag zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. Die weibl. Geschlechtsorgane. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LI. 1898.
Perény, J. von, Entwickelung des Amnion, Wolff'schen Ganges und der Allantois bei den Reptilien. Zool. Anz. XI. Jahrg. 1888.
Peter, K., Die Bedeutung der Nährzellen im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIII. 1898.
Rath, O. vom, Beitr. z. Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschrift f. wissensch. Zool. LVII. Bd. 1893.
Rathke, H., Beobachtungen und Betrachtungen über die Entwickelung der Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbeltieren. Neue Schriften d. naturforsch. Gesellsch. in Danzig. Bd. 1. 1825.
Retzius, G., Zur Kenntnis der Spermatozoën. Biolog. Untersuchungen. Stockholm 1881.
— — Zur Kenntnis vom Bau des Eierstockeies und des Graaf'schen Follikels. Hygiea. Festband Nr. 2. 1889.
— — Zur Kenntnis der Spermien der Leptokardier, Teleostier und Ganoiden. Biol. Unters. N. F. XII. 1905.
Rückert, J., Entwickelung der Exkretionsorgane. In: „Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte", herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. Wiesbaden 1892.
Ruge, G., Vorgänge von Eifollikel der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. XV. Bd. 1889. (Enthält auch die Literatur über die Rückbildungsvorgänge am Ovarial-Ei.)
Schultze, O., Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibien-Eies. I. Abhandl. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLV. 1887. (Enthält unter anderem wertvolle Literaturangaben über die Befruchtung im allgemeinen.)
Sellheim, H., Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Beitr. z. Geburtshilfe u. Gynäkologie. Bd. I. H. 2. 1898.
Semon, R., Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. XXI. Bd. N. F. XIII. 1887. (Enthält ein ausführl. Referat über die Literatur der Geschlechtsorgane.)
— — Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Dargelegt an

Digitized by Google

der Entwickelung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus. Jenaische Zeitschr. Bd. 26. 1891.
Semper, G., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für die übrigen Wirbeltiere. Arbeiten aus dem Zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. II. 1875.
— — Die Stammesverwandtschaft der Wirbeltiere und Wirbellosen. Ebendaselbst. Bd. II. (Enthält eine grosse Literaturübersicht.)
Sobotta, J., Die Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. Anat. Anz. XI. Bd. 1895.
— — Beob. über den Gastrulationsvorgang beim Amphioxus. Verhandl. der physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F XXXI. Bd. 2. 1897.
— — Die Furchung des Wirbeltiereies. Anat. Hefte. II. Abt. Ergebnisse der Anat. und Entw.-Gesch. Herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. 1896. (Referat über 173 Arbeiten.)
Solger, B., Beitr. zur Kenntnis der Niere und besonders der Nierensegmente niederer Wirbeltiere. Abhandl. der naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Bd. XV. 1882.
Spee, Graf F., Über direkte Beteiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens. Arch. f. Anat. u. Phys. 1884.
— — Über weitere Befunde zur Entwickelung der Urniere. Mitteil. des Vereins Schleswig-Holstein. Ärzte. Heft 11, 2. 1886.
Tellyesniczky, K., Bemerkungen zu von Bardeleben's neuer Theorie der Samenfadenentwickelung. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XIV. Heft 2 u. 3. 1897.
Waldeyer, W., Bau und Entwickelung der Samenfäden. (Referat.) Anat. Anz. II. Jahrg. 1887. (Enthält eine erschöpfende Literaturübersicht über die Spermatogenese.)
— — Über Karyokenese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. 1888.
— Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
Weismann, A., Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Mit Atlas. Jena 1883.
— — Über die Dauer des Lebens. Jena 1882.
— — Über die Vererbung. Jena 1883.
— — Über Leben und Tod. Jena 1884.
— — Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biolog. Centralblatt. Bd. IV. 1885.
— — Die Kontinuität des Keimplasmas. Jena 1885.
— — Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung. Jena 1886.
— — Amphimixis. Jena 1891.
— — Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
Winkler, H., Über die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. Nachr. d. K. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen, Mathem.-physik. Kl. 1900. H. 2.
Wijhe, J. W. van, Die Beteiligung des Ektoderms an der Entwickelung des Vornierenganges. Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886.
— — Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwickelung des Exkretionssystemes bei Selachiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889.

Fische.

a) Amphioxus, Cyklostomen.

Beard, J., The Germ Cells. P. I. Raja batis. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. 16 Bd. 4. H. 1902.
Boveri, Th., Über die Niere des Amphioxus. Münchener Medizin. Wochenschrift. 1899. Nr. 26.
— — Über die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen u. d. Entstehung d. Genitalkammern beim Amphioxus. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.
— — Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Zoolog. Jahrb. Abteil. f. Anatomie u. Ontogenie der Tiere. V. Bd. 1892.
Calberla, E., Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXX. 1877.
Cohn, L., Über die Bruttasche von Synguathus typhle. Anatom. Anzeig. XXIV. Bd. 1903.

Digitized by Google

Cunningham, J. T., On the Structure and development of the reproductive Elements in Myxine glutinosa. Quart. Journ. of microscop. Science. Vol. XXVII. New Ser. 1887.

Ewart, J. C., Note on the abdominal pores and urogenital sinus of the Lamprey. Journ. of anat. and physiol. Vol. X. 1876.

Felix, W., Die Price'sche Arbeit „Development of the excretory organs of a Myxinoid (Bdellostoma stouti Lockington) und ihre Bedeutung für die Lehre von der Entwickelung des Harnsystems. Anat. Anz. XIII. Bd. 1897.

— — Entwickelungsgeschichte des Exkretionssystems von der Rückert'schen Arbeit (1888) bis in den Beginn des Jahres 1904. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. XIII. Bd. 1903.

Goodrich, S. E., On the Structure of the Excretory Organs of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 45. N. S. 1902.

Guitel, L., Sur le rein des Lepadogaster bimaculatus. Fleming et microcephalus, Brook. Ebendaselbst, XIme année 1902. T. XI. Nr. 1.

Hatta, S., Contr. to the Morphology of Cyclostomata II. On the development of Pronephros and Segmental Duct in Petromyzon. Journal. College of Science. Tokyo. Vol. XIII. 1901.

Huber, O., Die Kopulationsglieder der Selachier (Inaug.-Dissert.). Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LXX. 1901.

Legros, R., Sur la Morphol. des glandes sexuelles de l'Amphioxus lanceolatus. Compt. Rend. d. Séances du troisième Congrès internat. de Zoologie. Leyde 16—21 Septbre. 1895.

Lubosch, Über die Geschlechtsdifferenzierung bei Ammocoetes. Anat. Anz. Ergänz.-Heft zum XXIII. Bd. 1903.

Maas, O., Über Entwicklungsstadien d. Vorniere u. Urniere bei Myxine. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontogenie d. Tiere. X. Bd. 1897.

Meyer, Fr., Über die Nieren der Flussneunaugen (Petromyzon fluviatilis). Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1876. Nr. 2.

Müller, A., Über die Befruchtungserscheinungen im Ei der Neunaugen. Verhandl. d. Königsb. phys.-ökonom. Gesellsch. 1864.

Müller, J., Unters. über die Eingeweide d. Fische. Abhandl. d. K. Akad. d. Wissensch. Berlin 1845.

Müller, W., Über das Urogenitalsystem des Amphioxus u. der Cyklostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. IX. 1875.

— — Über die Persistenz der Urniere bei Myxine glutinosa. Ebendaselbst. Bd. VII. 1873.

Nansen, F., A Protandric Hermaphrodite (Myxine glutinosa, L.) amongst the Vertebrates. Bergens Museum Aarsberetning for 1887. Bergen 1888.

Neidert, L., und Leiber, A., Über Bau und Entwickelung der weiblichen Geschlechtsorgane des Amphioxus lanceolatus. Zoolog. Jahrb. Abt. für Anat. etc. XVIII. Bd. 2. H. 1903.

Parker, T. J., Prelim. Note on the Vesiculae seminales and the Spermatophores of Callorhynchus antarcticus. Proc. Austr. Soc. Adv. Sci. vol. IV. 1892.

— — On the Claspers of Callorhynchus Nature. Vol. XXXIV.

— — On the gravid Uterus of Mustelus antarcticus. Trans. New. Zeal. Inst. Vol. XIII. 1880.

Price, Zur Ontogenie eines Myxinoiden (Bdellostoma stouti Lockington). Sitz.-Ber. der math.-physikal. Kl. der bayer. Akad. d. Wissenschaft. München. 1896. (Vergl. auch die Verhandlungen d. Anatom. Gesellsch. Berlin, 1896, sowie die Zoolog. Jahrb. von Spengel, 1897.)

Rückert, J., Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1888.

— — Die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier. Festschr. z. 70. Geburtstag von Carl v. Kupffer. Jena 1899.

Schneider, A., Beitrag zur vergl. Anatomie und Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin 1889.

Schreiner, K. E., Über das Generationsorgan von Myxine glutinosa. Biolog. Centralbl. XXIV. Bd. 1904.

Schultze, O., Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibien-Eies. I. Abhandl. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XLV. 1887. (Enthält u. a. wertvolle Literaturangaben über die Befruchtungslehre im allgemeinen.)

Semon, R., Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. XXI. Bd. N. F. XIII. 1887. (Enthält ein ausführl. Referat über die Literatur d. Geschlechtsorgane.)

Digitized by Google

Semon, R., Das Exkretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphol. Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Festschr. f. Gegenbaur. Bd. III. Leipzig 1896.
— — Das Exkretionssystem der Myxinoiden. Anat. Anz. XIII. Bd. 4/5. 1897.
Spengel, J. W., Die Exkretionsorgane von Myxine. Anatom. Anz. XIII. Bd. Nr. 1/2. 1897.
Scott, W. B., Beiträge zur Entwickelung der Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.
Wiedersheim, R., Cure parentali nei vertebrati inferiori. Ric. di Scienze Biol. Vol. I. No. 11—12. 1900.
— — Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biolog. Centralbl. XX. Bd. No. 9 und 10. 1900.
Zarnik, B., Über die Geschlechtsorgane von Amphioxus. Zoolog. Jahrbuch. (Abteil. für Anatom. und Ontog.) XXI. Bd. Heft 2. 1904. (Enthält ein umfassendes Literaturverzeichnis.)

b) Selachier.

Balfour, F. M., A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
Bolau, H., Über die Paarung und Fortpflanzung der Scylliumarten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1882.
Giacomini, E., Contributo all' istologia del ovario dei Selaci etc. Ricerche Lab. Anat. Roma e altri Lab. Biol. Vol. V. 1897.
Guitel, F., Sur les néphrostomes et les canaux segmentaires de quelques sélaciens (Squatina, Scyllium, Centrina etc.). Archiv de Zool. expériment. et générale. No. 3. 1900.
— — Sur un procédé facilitant la recherche des entonnoirs segmentaires du rein des Sélachiens (Note préliminaire). Archiv de Zool. Expérim. et Générale. 3e Série. Vol. V. 1898.
Huber, O., Mitteil. z. Kenntnis der Kopulationsglieder bei den Selachiern. Anat. Anz. XIX. Bd. 1901.
Jungersen, H. F. E., Über die Bauchflossenanhänge (Kopulationsorgane) der Selachiermännchen. Anat. Anz. XIV. Bd. 1898.
La Valette St. George, Diss. de spermatosomatum evolutione in Plagiostomis. Festschrift. Bonn 1878.
Petri, K., Die Kopulationsorgane der Plagiostomen. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoolog. Bd. XXX.
Rabl, C., Über die Entwickelung des Urogenitalsystems der Selachier. (II. Fortsetzung d. „Theorie des Mesoderms".) Morph. Jahrb. Bd. XXIV.
Redeke, H. C., Onderzoekingen Betreffende Hit Urogenitaalsystem der Selachiers en Holocephalen. Acad. Proefschrift. Amsterdam 1898.
Rückert, Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1888.
Schulty, A., Zur Entwickelung des Selachiereies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875.
Semper C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. Arb. aus dem zool.-zoot. Instit. der Univ. Würzburg. Bd. II. 1875.
Swaen, A., et Brachet, A., Étude sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons Téléostéens. Arch. de Biol. T. XVIII. 1901.
Turner, Addit. Observ. on the Anatomy of the Grunland Shark (Laemargus borealis). Journ. of Anat. and Physiol. Vol. VIII.
Wijhe, J. W. van, Über die Entwickelung des Exkretionssystemes und anderer Organe bei Selachiern. Anat. Anz. II. Jahrg. 1888.
— — Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwickelung des Exkretionssystems bei Selachiern. Arch f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889.
— — Über die Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des Vornierenganges bei Selachiern. Verh. der Anat. Gesellsch. zu Kiel 1898.

c) Ganoiden und Teleostier.

Balfour, F. M., On the nature of the organ in adult Teleosteans and Ganoids, which is usually regarded as the Head-Kidney or Pronephros. Quart. Journ. of Micr. Science. July and January 1882.

Digitized by Google

Balfour, F. M., and Parker, W. N., On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. Transact. of the Royal Society. — Part. II. 1882. (Enth. auf pag. 411 bis 424 eine ausgezeichnete Darstellung des Urogenital-Apparates.)
Beard, J., The Pronephros of Lepidosteus osseus. Anat. Anz. X. Bd., No 6. 1894.
Brock, J., Beitr. z. Anat. u. Histol. der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.
— — Über Anhangsgebilde des Urogenitalapparates von Knochenfischen. Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. XLV. 1887.
Dufossé, De l'hermaphrodisme chez le Serran. Annal. de sc. nat. IV, Sér. tome V. Paris 1856.
Emery, C., Zur Morphologie der Kopfniere der Teleostier. Biol. Centralbl. Bd. I 1881 bis 82.
— — Studi intorno allo sviluppo ed alla morfologia del rene dei Teleostei. Mem. Accad. Lincei. Anno 279. Mem. vol. XIII.
Felix, W., Beitr. zur Entwickelungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte. I. Abt. Heft 25. (VIII. Bd. H. 2.) (Vergl. auch die Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der IX. Versammlung zu Basel 1895.)
Fullarton, J. H., On the Development of the Plaice (Pleuronectes platessa). Rep. Fishery Board of Scotland. 1895. (Handelt von der Vorniere, Leber, Herz und Schwimmblase.)
Grosglik, S., Zur Morphologie der Kopfniere der Fische. Zool. Anz. Jahrg. VIII. Nr. 207, 1885.
— — Zur Frage über die Persistenz der Kopfniere der Teleostier. Zool. Anz. Jahrg. IX. 1886.
Guitel, F., Description des Orifices génito-urinaires de quelques Blennius. Arch. de Zool. expérim. et gén. 3. Sér. Vol. I. 1893.
— — Sur le rein du Lepidogaster Goüanii. Comptes rendus d. scéances de l'académie des sciences, 25 Juin 1900.
— — Sur le rein des Lepadogasters Goüanii. Bull. Soc. scient. et médic. de l'ouest Xme année, 1901. T. X. Nr. 2. 1901.
Haller, B., Über den Ovarialsack der Knochenfische. Anat. Anz. XXVII Bd. 1905.
Hermes, O., Über reife männl. Geschlechtsteile des Seeals (Conger vulgaris) und einige Notizen über den männlichen Flussal (Anguilla vulgaris). Zool. Anzeig. Jahrg. IV. 1881.
Howes, G. B., On some Hermaphrodite Genitalia of the Codfish (Gadus moorhua), with Remarks upon the Morphology and Phylogeny of the Vertebrate Reproductive System. Linnean Society's Journ. Zoology. Vol. XXIII. 1891.
— — On the Arrangement of the Living Fishes, as based upon the Study of their Reproductive System. Cardiff Meeting of the British Association. 1891.
Hyrtl, J., Beitr. z. Morphol. der Urogenitalorgane der Fische. Denkschr. d. Wien. Akad. d. Wissensch. I. 1850.
— — Über den Zusammenhang der Geschlechts- und Harnwerkzeuge bei den Ganoiden. Denkschr. d. Wien. Akad. d. Wiss. VIII. 1854.
Ihering, H. von, Zur Kenntnis der Gattung Girardinus. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.
Jungersen, H., Beitr. zur Kenntnis der Entwickelung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. aus d. Zool.-Zootom. Institut zu Würzburg. IX. Bd. 1889.
— — Die Embryonalniere d. Störs (Acipenser sturio). Zool. Anzeig. Nr. 435/36. 1893. (Vergl. auch Saertryk af Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren in Kbhn. 1893.)
— — Die Embryonalniere von Amia calva. Zool. Anz. Nr. 451. 1894.
Kupffer, C., Beobachtung über die Entwickelung der Knochenfische. Arch. für mikr. Anat. Bd. IV. 1868.
Mac Leod, J., Rech. zur l'appareil reproducteur des poissons osseux. Bull. Acad. sc. Belgique. 50 Ann. 3. Sér., Tom. 1.
— — Rech. sur la structure et le développement de l'appareil reproducteur femelle des Teléostiens. Arch. de Biolog. II.
Möbius, K., Über die Eigenschaften u. den Ursprung d. Schleimfäden des Seestichlingnestes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. 1885.
Oellacher, Beitr. z. Entw. der Knochenfische. Zeitschr. z. wiss. Zool. Bd. XXIII.
Owsiannikow, Ph., Studien über das Ei, hauptsächlich bei den Knochenfischen. Mém. de l'Acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. VII. Série. Tome XXXIII., No. 4. 1885.
Rathke, H., Über die Geschlechtsteile der Fische. Neueste Schrift d. naturf. Gesellsch. z. Danzig. Bd. I. Heft 3. Halle 1824. (Auch separat in: Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. II. Halle. 1824. p. 117.)

Digitized by Google

Rathke, H., Zur Anatomie der Fische, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1836.
Redecke, H. C., Kleine Beiträge zur Anatomie der Plagiostomen. Tijdschr. d. Ned. Dierk. Ver. (2). VI. 2. 1899.
Rosenberg, A., Unters. über d. Entwickelung der Teleostierneren, Dorpat 1867.
Stuhlmann, F., Zur Kenntnis des Ovariums der Aalmutter (Zoarces viviparus Cuv.) „Abhandl. aus dem Gebiete der Naturwissenschaften". Bd. X. Festschrift zur Feier 50jährigen Bestehens des Naturwissensch. Vereins zu Hamburg. Hamburg 1887.
Swaen, A., und Brachet, A. (vergleiche die bei den Monographien etc. angeführte Arbeit).
Syrski, Über die Reprod.-Organe des Aals. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. Bd. LXIX. Abt. 1.
Vogt, C., Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842.
Vogt et Pappenheim, Rech. sur l'anatomie comparée des organes de la génération chez les animaux vertébrés. Première partie: Des organes de la génération des poissons. Ann. d. sc. nat. IV. Sér. tome 11. 1859.
Weber, M., Über Hermaphroditismus bei Fischen. Tijdschr. der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging 1884. 1887.

Dipnoër.

Ayers, H., Beitr. zur Anat. und Physiol. der Dipnoer. Jenaische Zeitscr. f. Naturw. Bd. XVIII. N. F. XI. Bd. 1885.
Beddard, E., The ovarian ovum of Lepidosiren (Protopterus). Zool. Anz. Jahrg. IX. Nr. 225 u. 226. 1886.
— — Observat. on the Ovarium Ovum of Lepidosiren (Protopterus). Proceed. Zool. Soc. of London 1886.
Ehlers, E., (vergl. die im allgem. Literatur-Verzeichnis aufgeführte Arbeit über Lepidosiren).
Günther, A., Descript. of Ceratodus. Philos. Transact. Vol. 161. London 1872.
Hyrtl, J., Lepidosiren paradoxa. Abhandl. d. Kgl. Böhm. Gesellsch. d. Wiss. V. Folge, 3. Bd., pag. 605 ff.
Kerr, Graham J., On the Male Genito-Urinary Organs of the Lepidosiren and Protopterus. Proc. Zool. Soc. London. November 19. 1901. Vol. II.
— — The Genito-urinary Organs of Dipnoan Fishes. Proc. Cambridge Philos. Soc. Vol. XI. Pt. V. 1902.
Semon, R., Die Entwickelung der paarigen Flossen des Ceratodus Forsteri. Zool. Forsch.-Reisen in Australien u. d. Malayischen Archipel 1898. Bd. I. Lief. II.
— — Zur Entwickelung des Urogenitalsystems der Dipnoër. Zool. Anzeig. Bd. XXIV. Nr. 638. 1901.

Amphibien.

Bidder, F. G., Vergl. anat. u. histol. Unters. über die männl. Geschlechts- und Harnwerkszeuge der nackten Amphibien. Dorpat 1846.
Blanchard, R., Sur les glandes cloacales et pelviennes et sur la papille cloacale des Batraciens Urodèles. Zool. Anz. Jahrg. IV. 1883.
Bles, E. J., On the Communication between peritoneal cavity and renal veins through the nephrostomial tubules in the frog (R. temporaria). Proc. Cambridge Philos. Soc. Vol. IX. p. II. 1898.
Brauer, A., Zur Kenntnis der Exkretionsorgane der Gymnophionen. Zoolog. Anzeig. Bd. XXIII. 1900.
Bride, Mac, The development of the Oviduct in the Frog. Quart. Journ. of Micr. Science, Vol. 33. 1892.
Clarke, S. P., The early development of the Wolffian Body in Amblystoma punctatum. Stud. Biol. Laborat. John's Hopk. Univ. Vol. II. No. 1.
Cole, F. J., A case of Hermaphroditism in Rana temporaria. Anat. Anz. XI. Bd. 1895. (Enthält ein Literaturverzeichnis über die einschlägigen Fälle.)
Constantinesco, C. J., Le Cas d'un Triton vulgaris var. taeniatus. Bull. Soc. des Sciences de Bucarest-Roumanie. Anul. VIII. 1899. (Handelt vom Müller'schen Gang, der als Samenleiter fungiert.)
Dauen, J., Über eine rudimentäre Drüse beim weiblichen Triton. Morphol. Arbeiten. VII. Bd. 2. H. 1897.
Duvernoy, C. L., Fragments s. les Organes génito-urinaires des Reptiles etc. Mém. Acad. Sciences, Paris. Vol. XI. 1851.

Digitized by Google

Field, H. H., The development of the Pronephros and Segmental Duct in Amphibia. Bull. Mus. Comparat. Zoöl. Harvard College. Vol. XXI. No. 5. 1891. (Enthält ein grosses Literaturverzeichnis.)
— — Über streng metamere Anlage der Niere bei Amphibien. (Vortrag.) Abgedr. i. d. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1892.
— — Die Vornierenkapsel, ventrale Muskulatur und Extremitätenanlagen bei d. Amphib. Anat. Anz. IX. Bd. 1894.
— — Über die Morphologie d. Amphibien-Harnblase. Morph. Arbeiten. Bd. IV. 1894. (Vergl. auch den Nachtrag dazu im Anat. Anz. Bd. IX. 1894.)
Filatow, D. P., Entwickelungsgeschichte des Exkretionssystems bei den Amphibien. Bullet. Naturalist. Moscou. No. 2/3. 1904. (Vergl. auch Anatom. Anz. Bd. XXV. 1904.)
Frankel, Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. LXIII. 1897.
Friedmann, F., Rudimentäre Eier im Hoden von Rana viridis. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. LII. Bd. 1898. (Enth. eine Literaturübersicht über d. Zwitterbildungen bei Amphibien.)
Fürbringer, M., Zur Entwickelung d. Amphibienniere. Heidelberg 1877. Morph. Jahrb. IV. Bd. 1878.
Gemmill, J. F., Über die Entstehung des Müller'schen Ganges in Amphibien. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1897.
Giglio-Tos, E., Sui Corpi grassi degli Anfibi. Accad. Reale delle Scienze di Torino. Vol. XXX. 1894/95.
— — Sull' Origine dei Corpi grassi negli Anfibi. Ebendaselbst. Vol. XXXI. 1895/96.
Giles, A. E., Development of the Fat-bodies in the Frog: a Contribution to the History of the Pronephros. Quart. Journ. of microsc. Science 1888, and in Studies from the Biol. Labor. of the Owen's College. Vol. II. Manchester 1890.
Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
Hall, R. W., The Developm. of the Mesonephros and the Müllerian Ducts in Amphibia. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harward Coll. Vol. XLV. 1904.
Heidenhain, M., Beitrag zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexe bei den einheimischen Tritonen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXV. 1890.
Heidenhain, R., Mikr. Beitr. z. Anatom. u. Physiol. d. Nieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1874.
Jungersen, H., Om Udviklingen of den Müllerke Gang (Aeggelederen) hos Padderne. Vidensk. Meddel. fra den naturhist. Forening i. Kjobenhavn 1892.
Kammerer, P., Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. Archiv f. Entw.-Mechanik. Bd. 17. 1903. (Enthält u. a. sehr wichtige Angaben über die Fortpflanzung.)
Kingsbury, B. F., The Spermatheca and Methods of Fertilisation in some Americans Newts and Salamanders. Proceed. Americ. Micr. Soc. Vol. XVII. 1895.
Knappe, E., Das Bidder'sche Organ, ein Beitrag z. Kenntnis d. Anatomie, Histologie u. Entwickelungsgesch. d. Geschlechtswerkzeuge einiger Amphibien, besonders d. einheimischen Rufoniden. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1886.
Lebrun, H., Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques Batraciens indigènes. „La Cellule", t. VII, 2. fascicule 1891.
Levi, G., Dello sviluppo del pronephros nella Salamandrina perspicillata. Arch. italian. di Anat. e di Embr. Vol. II. 1903.
Leydig, F., Lehrbuch der Histologie etc. Frankfurt 1857.
— — Anat.-histolog. Unters. über Fische u. Reptilien. Berlin 1853.
Marshall, Milnes, On certain abnormal conditions of the reproductive organs in the frog. Journ. of Anat. and Physiol. Bd. XVIII. 1885.
— — and Bles, E. J., The development of the Kidneys and Fat-bodies in the Frog. Studies from the Biological Laboratories of the Owens College. Vol. II. Manchester 1890.
Meyer, F., Anat. d. Urogenitalsystems d. Selachier u. Amphibien. Sitz.-Ber. d. naturf. Gesellsch. zu Leipzig 1875.
Mollier, S., Über d. Entstehung d. Vornierensystems b. Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1890.
Mühlen, A. von zur, Unters. über d. Urogenit.-App. d. Urodelen. Inaug.-Diss. Dorpat (Jurjew) 1894.
Müller, J., Über den Wolff'schen Körper bei den Embryonen d. Frösche u. Kröten. Meckel's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1829.

Digitized by Google

Nussbaum, M., Über die Endigung d. Wimpertrichter in d. Niere d. Anuren. Zoolog. Anz. Bd. III. 1880. Vergl. ebenda 1897.
— — Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXVII. 1886. (Enthält auch wertvolle Notizen über das Gefässsystem der Amphibienniere.)
Rabl, H., Die Entwickelung des Müller'schen Ganges bei Salamandra mac. Anatom. Anz. Ergänz.-Heft zum XXIII. Bd. 1903. Vergl. auch Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LXIV. 1904.
Rathke, H., Bemerk. über mehrere Körperteile der Coecilia annulata. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1853.
Reissner, H., Der Bau der samenableitenden Wege bei Rana fusca und Rana esculenta. Archiv für mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgeschichte. LIII. Bd. 1898. (Enthält auch ein wertvolles Literaturverzeichnis über Nieren- und Samenkanäle der Anuren.)
Sampson, L. V., Unusual Modes of Breeding and Development among Anura. Americ. Naturalist. Vol. 34. Nr. 405. 1900. (Enthält ein umfassendes Literaturverzeichnis.)
Schneider, A., Über d. Müller'schen Gänge d. Urodelen u. Anuren. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1876.
Schwalbe, G., Zur Biologie u. Entwickelungsgesch. von Salamandra atra und maculosa. Zeitschr. f. Biol. Bd. XXXIV. N. F. XVI. 1897.
Selenka, E., Der embryonale Exkretionsapparat des kiemenlosen Hylodes Martinicensis. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1882.
Semon, R., Über die morphol. Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnisse z. Vorniere u. Nebenniere u. über ihre Verbindung mit d. Genitalsystem. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890. (Behandelt die Verhältnisse bei Gymnophionen.)
— — Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Dargelegt an der Entwickelung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus. Jenaische Zeitschr. Bd. XXVI. 1891.
Spengel, J. W., Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. a. d. zool.-zoot. Institut d. Univ. Würzburg. Bd. III. 1876.
La Valette St. George, von, Die Spermatogenese bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
— — Zwitterbildung beim kleinen Molch (Triton taeniatus). Ebendaselbst Bd. 45. 1895.
Wichmann, Beitr. z. Kenntnis des Baues und der Entwickelung der Nierenorgane der Batrachier. Inaug.-Diss. Bonn 1884.
Wiedersheim, R., Salamandrina persp. Genua 1875.
— — Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
— — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Salamandra atra. Archiv f. mikr. Anat. XXXVI. Bd. 1890.
— — Cure parentali nei Vertebrati inferiori. Rivista di Scienze biologiche. Vol. I. No. 11/12. 1899. Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biolog. Centralbl. XX. Bd. Nr. 9/10. 1900.
Wilson, G., The Development of the Müllerian Ducts in Axolotl. Anat. Anz. IX. Bd. 1894.
— — The Development of the Müllerian Duct of Amphibians. Trans. R. Soc. Edinb. Vol. XXXVIII.
Wittich, von, Harn- und Geschlechtswerkzeuge d. Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV. 1853.
Zeller, E., Über die Befruchtung bei Urodelen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLIX. 1890.

Reptilien.

Bertelli, D., Pieghe dei Reni primitivi nei Rettili. Contrib. allo Sviluppo del Diaframma. Atti della Società Toscana di Scienze naturali rend. in Pisa. Memorie, Vol. XV. 1897.
— — Pieghe dei Reni primitivi. Contrib. alla Morfologia e allo Sviluppo del Diaframma. Atti Soc. Tosc. Sc. Nat. Vol. XVI. 1897.
Boas, J. E. V., Zur Morph. d. Begattungsorgane d. amnioten Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
Bojanus, Anatome Testudinis Europaea.
Brandes, G., und Schoenichen, W., Die Brutpflege der schwanzlosen Batrachier. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. z. Halle. Bd. XXII. 1901.
Braun, M., Das Urogenitalsystem d. einheimischen Reptilien. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Bd. IV. Würzburg 1877.

Digitized by Google

Braun, M., Entwickelung des Wellenpapageies. Ebendaselbst, Bd. V.
Clark, J., Embryology of the Turtle. In: Agassiz' Contrib. to the Nat. Hist. of the United States of North-America Vol. II. Boston 1857.
Eimer, Th., Unters. über die Eier der Reptilien. I. II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.
Fleischmann, A., Morphol. Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. I. Die Eidechsen und Schlangen. Von P. Unterhössel. II. Die Schildkröten und Krokodile. Von K. Hellmuth. Morphol. Jahrb. Bd. XXX. 1902.
Gadow, Rem. on the Cloaca and the Cop. Orig. of the Amniota. Philos. Trans. Vol. 178.
Giacomini, E., Sull' ovidotto dei Sauropsidi. Monit. Zool. Ital. Anno IV. 1893.
Gregory, E. R., Observ. on the Development of the Excretory System in Turtles. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontogenie d. Thiere. XIII. Bd. 4. H. 1900.
Hoffmann, C. K., Zur Entwickelungsgesch. der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Z. f. wiss. Zool. XLVIII. Bd. 1889.
Howes, G. B., On the vestigial structures of the reproductive apparatus in the male of the Green Lizard. Journ of Anat. and Physiol. Vol. XXI. (N. S. Vol. I). 1887.
Lereboullet, Rech. sur le développement du lézard. Annal. d. sc. nat. Zool. Tome XVII.
Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
Kupffer, C., und Benecke, Die ersten Entwickelungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg 1878.
— — Die Entstehung der Allantois u. die Gastrula der Wirbeltiere. Zool. Anz. Bd. II. 1879.
Mihalcovics, V. von, Vergl. die allgem. Übersicht über das Urogenitalsystem.
Osawa, G., Beitr. zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. Archiv für mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. II. 1897. Vergl. auch Nachtrag Dages in Bd. LI. 1898.
Rathke, H., Entwickelungsgesch. der Natter. Königsberg 1839.
— — Entwickelungsgesch. der Schildkröten. Braunschweig 1848.
— — Untersuch. über die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
Sacchi, M., Contribuzione all' Istologia dell' ovidotto dei Sauropsidi. Atti Soc. Ital. di Sc. Nat. Vol. XXX. Milano 1887.
Schreiner, K. E., Über die Entwickelung der Amniotenniere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 71. Bd. 1. H. 1902. (Erstreckt sich auch auf Vögel und Säuger.)
Solger, B., Zur Kenntnis d. Krokodilierniere u. d. Nierenfarbstoffe niederer Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLI. 1885.
Strahl, H., Über die Entwickelnng des Canalis myeloentericus und der Allantois der Eidechse. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1881.
— — Vergl. dessen vorläufige Mittheilungen über dasselbe Thema in den Sitzungsber. d. Gesellsch. zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften, Marburg, Nov. und Dez. 1880.
— — Über Canalis neurentericus u. Allantois. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883.
Tellyesniczky, K., Über den Bau des Eidechsenhodens. Mathem. u. naturwiss. Ber. aus Ungarn. Bd. XIII. 1897.
Trinci, G., Osservazioni sui follicoli ovarici dei Rettili e di altri Vertebrati, con speciale riguardo alla struttura e funzione della granulosa. Arch. Anat. e Embriol. Vol. IV. 1905.
Wiedersheim, R., Zur Anat. u. Physiol des Phyllodactylus europaeus etc. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.
— — Über die Entwickelung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
Wijhe, J. W. van, Bydrage to te Kennis van het Uro-genital-System by de Schildpadden. In: Nederl. Tijdschrift der Dierkundige Vereenigung. Bd. V. 1880.

Vögel.

Balfour, F. M., und Sedgwick, A., On the existence of a head-kidney in the embryo Chick etc. Quart. Journ. of Micr. Science vol. XIX. 1879.
van Beneden, E., Contrib. à la connaissance de l'ovaire des Mammifères. Vol. I. 1880.
Boas, J. E. V., Zur Morphologie der Begattungsorgane d. amnioten Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
Bornhaupt, Th., Unters. über die Entwickelung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Inaug.-Diss. Riga 1867.

Digitized by Google

Brunn, A. von, Die Rückbildung nicht ausgestossener Eierstockseier bei den Vögeln. In: Festschr. f. J. Henle. 1882.
Burger, H., De Ontwikkeling van de Müller'sche Gang bij de Eend en de Bergeend. Tijdchr. d. Ned. Dierk. Vereein (2). IV. 3. 1894. (Am Schlusse befindet sich ein Auszug in deutscher Sprache.)
Dausky, J., und Kostenitsch, J., Über die Entwickelung der Keimblätter und des Wolff'schen Ganges im Hühnerei. Mém. Acad. Imp. Pétersbourg. VII. Sér. vol. XXVII. 1880.
Felix, W., Die erste Anlage des Exkretionssystem des Hühnchens. Festschr. z. 50jähr. Doktor-Jubiläum von Nägeli und Koelliker. Zürich 1891. (Enthält ein ausführl. Literaturverzeichnis, sowie eine Zusammenfassung der Resultate früherer Arbeiten in der gesamten Wirbeltierreihe.)
Fleischmann, A., Morphol. Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. III. Die Vögel. Von C. Pomayer. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1902.
Gasser, E., Beitr. zur Entwickelungsgeschichte der Allantois, der Müller'schen Gänge u. d. Afters. Frankfurt 1874.
— — Beobacht. üb. d. Entstehung des Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern und Gänsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
Gasser, L., Beiträge zur Entwickelung des Urogenitalsystems der Hühnerembryonen. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. zur Beförderung der gesamten Naturwissensch. Marburg 1879.
— — Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Archiv f. Anat. u. Phys. 1880.
— — Das obere Ende des Wolff'schen Ganges. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. zur Beförderung der gesamten Naturw. zu Marburg 1878, S. 52. (Sep.-Abdr.).
Giacomini, E., Sull' ovidotto dei Sauropsidi. Monit. Zool. Ital. Anno IV. 1893.
Hoffmann, C. K., Étude sur le développement de l'appareil uro-génital des oiseaux. Verhandl. der K. Akad. der Wissensch. zu Amsterdam. (2. Sectie, Deel I. Nr. 4. 1892.)
Kowalevski, R., Die Bildung der Urogenitalanlage bei Hühnerembryonen. Warschau 1875.
Kupffer, C., Untersuch. über d. Entwickelung des Harn- und Geschlechtssystems. Arch. f. mikr. Anat. II. 1866.
Mihalcovics, V. von, Vergl. die allgem. Übersicht über das Urogenitalsystem.
Möller, Joh., Erektile männliche Geschlechtsorgane d. straussenartigen Vögel etc. Berlin 1836.
Romiti, W., Die Bildung des Wolff'schen Ganges beim Hühnchen. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1873. Nr. 31.
— — Bau und Entwickelung des Eierstockes und des Wolff'schen Ganges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1873.
Sedgwick, A., Development of the Kidney in its relation to the Wolffian body in the Chick. Quart. Journ. of micr. Science. Vol. XX. 1880.
— — On the development of the structure known as the glomerulus of the head-kidney in the Chick. Ebendaselbst Vol. XX. 1880.
— — Early development of the Wolffian duct and anterior Wolffian tubules in the Chick; with some remarks on the vertebrate excretory system. Ebendaselbst. Vol. XXI. 1881.
Semon, R., Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. XXI. Bd. N. F. XIII. 1887. (Enthält ein ausführliches Referat über die Literatur der Geschlechtsdrüsen der Vertebraten.)
Siemerling, E., Beitr. zur Embryologie der Exkretionsorgane des Vogels. Inaug.-Diss. Marburg 1882.
Tichomiroff, A., Androgynie bei den Vögeln. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888. (Dasselbe findet sich weiter ausgeführt [Russisch] in den Arbeiten des Laboratoriums d. zoolog. Museums an der Universität Moskau unter dem Titel: „Zur Frage über den Hermaphroditismus bei den Vögeln.“)
Vergl. auch die Lehrbücher von His, Foster und Balfour, O. Hertwig, Koelliker etc.

Säuger.

Amann jr., J. A., Beitr. zur Morphologie der Müller'schen Gänge u. über accessorische Tubenostien. Arch. f. Gynäkol. Bd. XLII. Heft 1. 1892.
Arndt, R., Beitr. z. Anat. u. Entwickelungsgeschichte des Rutenknochens. (Inaug.-Diss. Erlangen 1889.)

Digitized by Google

Beauregard, H., et Boulart, Rech. sur les appareils génito-urinaires des Balaenides. Tome XVIII.
Beddard, F. E., Remarks on the Ovary of Echidna. Proceed. Royal Physical Society, Edinburgh 1885.
Beneden van, E., Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand., Leipzig und Paris 1883.
Bischoff, Th., Vergl. anat. Untersuchungen über die äusseren weibl. Geschlechtsorgane des Menschen und der Affen. Abhandl. der K. Bayer. Akad. d. Wissensch. XIII. 2. und 3.
Blanchard, Études sur la stéatopygie et le tablier des femmes Boschimanes. Bull. Soc. Zoolog. de France VIII. p. 1883.
Bonnet, R., Über d. ektodermale Entstehung des Wolff'schen Ganges bei den Säugetieren. In Sitz.-Ber. der Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München. 3. Jahrg. 1887, Heft 2.
— — Beitr. z. Embryologie des Hundes. Anat. Hefte I. Abt. H. XXVIII/XXX. (9. Bd. H. 1/3).
Brass, A., Beitr. zur Kenntnis des weibl. Urogenitalsystems der Marsupialier. Inaug.-Dissert. Leipzig 1880.
Braus, H., Über den feineren Bau der Glandula bulbo-urethralis (Cowper'schen Drüse) des Menschen. Anat. Anz. XVII. Bd. 1900.
Broek, A. J. P., van der, On the genital cords of Phalangista vulpina. K. Akad. van Wetensch. Proc. Meet. 25 Juni 1904.
— — Unters. über die weibl. Geschl.-Organe der Beuteltiere. Petrus Camper, Dl. III. Afl. 2.
— — Über Rektaldrüsen weiblicher Beuteltiere. „Petrus Camper." Afl. 3. 1903.
Cattaneo, G., Sugli organi riproduttori femminili dell' Halmaturus Benetti Gould. Milano 1882.
— — Sulla condizione dei fondi ciechi vaginali della „Didelphys Azarae" prima e dopo il porto. Boll. d. Mus. di zoolog. e anat. compar. di Genova. Nr. 34. 1895.
Clark, J. G., The Origin, Development and Degeneration of the Blood-Vessels of the Human Ovary. Vol. IX. John Hopkins Hosp. Reports. 1900.
Cole, F. J., On the Structure and Morphol. of the intromittent Sac of the Male Guinea-Pig. Journ. Anat. and Physiol. Vol. XXXII. 1897.
Courant, Über die Präputialdrüsen des Kaninchens und über Veränderungen desselben in der Brunstzeit. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. 62. Bd. 1903.
Daudt, W., Beitr. z. Kenntnis des Urogenitalapparates der Cetaceen. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXII. N. F. XXV. 1898.
Ebner von, V., Untersuch. über den Bau der Samenkanälchen und die Entwickelung der Spermatozoiden bei Säugetieren u. beim Menschen. Unters. a. d. Institut f. Physiol. u. Histologie in Graz v. A. Rollet. 2. Heft. 1871.
Egli, Th., Beitr. z. Anat. und Entwickelung der Geschlechtsorgane. I. Zur Entwickel. des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Inaug. Diss. Zürich 1876.
Erp Taalman Kip van, M. J., Over de Ontwikkelung van de Müller'sche Gang bij Zoogdieren. Tijdschr. d. Ned. Dierk. Vireen (2). IV. 1. 1893. (Am Schlusse befindet sich ein Auszug in deutscher Sprache.)
Fischer, E., Beiträge zur Anatomie der weiblichen Urogenitalorgane beim Orang-Utan. Morphol. Arbeiten herausgeg. v. G. Schwalbe. Bd. VIII. 1898.
Fleischmann, A., Morphol. Studien über Kloake u. Phallus der Amnioten. Die Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. XXX u. XXXII. 1902, 1903.
Fletcher, J. J., On the existence after parturation of a direct Communication between the median vaginal cul-de-sac and the urogenital canal, in certain Spec. of Kangaroos. Proc. Linn. Soc. N. S. W. Vol. VI. 1881. p. 796.
— — On some points in the Anatomy of the Urogenital Organs in Females of certain species of Kangaroos Part. I., Proc. Linn. Soc. N. S. W. Vol. VII. 1882. p. 640. part. II. ibid. Vol. 1883. p. 6.
Forster, A., Beitr. z. Anat. der äusseren männl. Geschlechtsorgane des Menschen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. VI. 1903.
Gerhardt, U., Zur Entw. der bleibenden Niere. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LVII. 1901.
— — Morphol. u. biolog. Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 39. Bd. 1904.
— — Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere. I. Die Überleitung des Eies in die Tuben. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 39. Bd. 1905.
Gilbert, Th., Das Os priapi der Säuger. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1892.

Digitized by Google

Grosser, O., Die physiologische bindegewebige Atresie des Genitalkanales von Vesperugo noctula nach erfolgter Kohabitation. Anat. Anz. Ergänz.-Heft zum XXIII. Bd. 1903.
Grosz, S., Beitr. zur Anat. der accessorischen Geschlechtsdrüsen der Insektivoren und Nager. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 66. 1905.
Haacke, W., „Meine Entdeckung des Eierlegens der Echidna hystrix." Zoolog. Anzeiger. VII. Jahrg. Nr. 182. 1884.
Hasse, C., Die Wanderung des menschl. Eies. Zeitschr. f. Geburtshilfe u. Gynäkologie. Bd. XXII. Heft 2.
Haycraft, J. B., The Development of the Kidney of the Rabbit. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. 1895. Bd. XII. H. 6.
Hensen, V., Beobacht. über die Befruchtung und Entwickelung des Meerschweinchens u. Kaninchens. Arch. f. Anat. Physiol. 1875.
Hill, J. B., Contrib. to the Morphol. and Developm. of the Female Urogenital Organs in the Marsupialia. I. On the Female Urog. Organs of Perameles, with an Account of the Phenomena of Parturition. Proceed. Linn. Soc. of New South Wales 1899. p. 1.
Hubrecht, A. A. W., Die Keimblase von Tarsius. Festschr. für Carl Gegenbaur. Leipzig 1896.
Janosik, J., Über die Entwickel. der Vorniere und des Vornierenganges bei Säugern. Bull. internat. de l'Académie des Sciences de Bohême. 1904.
Jarisch, A., Über die Schlagadern des menschlichen Hodens. Ber. d. naturw. Vereins zu Innsbruck. 1889.
Kapff, H., Unters. über das Ovarium und dessen Beziehungen zum Peritoneum. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. 1872.
Katz, O., Zur Kenntnis d. Bauchdecke u. der mit ihr verknüpften Organe bei d. Beuteltieren. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 36. 1882.
Keibel, F., Zur Entwickelungsgeschichte der Harnblase. Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891. (Vergl. auch den Aufsatz dieses Autors im Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtl. 1888; ebenso die Arbeit in den Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der 9. Versamml. in Basel vom 17.—20. April 1895.)
— — Über die Harnblase und die Allantois des Meerschweinchens nebst einer Bemerk. über die Entstehung des Nierenganges (Ureters) bei Säugern. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893.
— — Zur Entwickelungsgeschichte des menschl. Urogenitalapparates. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abtl. 1896.
— — Zur Anatomie des Urogenitalkanals der Echidna aculeata var. typica. Anat. Anz. XXII. Bd. 1902.
— — Über Entwickel. des Urogenitalapparates von Echidna. Anat. Anz. Erg.-Heft z. XXIII. Bd. 1903.
— — Zur Entw.-Gesch. des Urogenitalapparates von Echidna aculeata var. typica. Jen. Denkschr. Bd. VI. 2. 1904.
Kempe, H. A. E., Over het Genitaalstreng-epitheel von de Wille Bat en over de Morphologische beteekenis van het Hymen. Proefschrift. Leiden, 1903.
Klaatsch, H., Über den Descensus testiculorum. Morph. Jahrb. XVI. Bd. 1890.
Kocks u. (Wasilieff), Über die Gartner'schen Kanäle beim Weib. Arch. f. Gynäk. 1883.
Kupffer, C., Untersuch. über die Entwickelung des Harn- u. Geschlechtssystems. Arch. f. mikr. Anat. Bd. I. 1865 und Bd. II. 1866.
Koelliker, B., Über die Entwickelung d. Graaf'schen Follikel d. Säugetiere. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. Bd. VII. 1875.
Kohlbrugge, J. H. F., Die Umgestaltungen des Uterus der Affen nach der Geburt. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. IV. H. 1. 1901.
Landwehr, Hermann's Physiologie (Abschnitt: Die Zeugung. Bearbeitet von Hensen.)
Langhans, P., Über die accessorischen Drüsen der Geschlechtsorgane. Virchows Arch. Bd. LXI.
Lataste, Sur le bouchon vaginal des Rongeurs. Zoolog. Anz. von Carus. Jahrg. VI. 1883. (Vergl. auch die Mitteil. in den „Actes de la Société scientif. du Chili". T. III. 1893.)
Lister, J. J., and Fletcher, J. J., On the Condition of the median Portion of the Vaginal-Apparatus in the Makropodidae. P. Z. S. 1881. p. 976.
Mac Callum, J. B., Notes on the Wolffian Body of Higher animals. Americ. Journ. of Anat. Vol. I. 1902.
Marshall, F. H. A., The copulatory Organ in the Sheep. Anat. Anz. XX. Bd. 1901.
Messing, W., Anat. Untersuch. über den Testikel der Säugetiere. Inaug.-Dissert. Dorpat. 1877.
Meyer, H., Die Entwickelung der Urnieren beim Menschen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.

Digitized by Google

Mihalcovics, V. von, vergl. die allgem. Übersicht über das Urogenitalsystem.
Moran, H., Des transformat. épithéliales de la Muqueuse du vagin de quelques Rongeurs. Journ. de l'Anat. et Physiol. Tome XXV.
Müller, C., Beitr. z. vergl. Anatomie u. Histologie der Prostata der Haussäugetiere mit Einschluss der Prostata von Reh, Hirsch u. Wildschwein. Anat. Hefte, 70/80 H. (26. Bd. II. 2/3) 1904.
Müller, P., Das Porenfeld (Area cribrosa) oder Cribrum benedictum ant. der Nieren des Menschen und einiger Haussäugetiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883.
Nagel, W., Über die Entwickelung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1889.
— — Über die Entwickelung des Uterus und der Vagina beim Menschen. Ebendaselbst. Bd. XXXVII. 1891.
— — Über die Entwickelung der Uretra und des Dammes beim Menschen. Arch. für mikr. Anat. Bd. XL. 1892.
Oudemans, J. Th., Die accessor. Geschlechtsdrüsen der Säugetiere. Haarlem 1892.
Paladino, G., Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinnovamente continuo del parenchima ovarico nei mammifere etc. (Dal Laboratoria d' Istologin e fisiologia generale dell' Univ. di Napoli.) Napoli 1887. Ein Auszug dieser Arbeit findet sich im Anat. Anz. Jahrgang II. 1887.
— — Per il tipo di struttura dell' ovaja. Rend. della R. Accadem. delle Scienze Fisiche e Matematiche di Napoli. Fasc. 11° — Novembre 1897.
Pallin, Anatomie und Embryologie der Prostata und der Samenblasen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1901.
Pflüger, E., Die Eierstöcke der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1863.
Pinner, O., Über den Übertritt des Eies aus dem Ovarium in die Tube beim Säugetiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880.
Pohlmann, A. G., Has a persistence of the Müllerian Ducts any relation to the condition of Cryptorchisme? Americ. Medicin, Vol. VIII. Nr. 24. Decbr. 10. 1904.
— — A Note on the developmental Relations of the Kidney and Ureter in Human Embryos. John Hopkins Hospital Bulletin, Vol. XVI. Nr. 167. Febr. 1905.
— — Abnormalities in the Form of the Kidney and Ureter dependent on the Development of tho Renal Bud. Ebendaselbst.
Poulton, E., The structures with the Ovarium Ovum of Marsupialia and Monotremata. Quart. Journ. of Micr. Science, Vol. XXIV. N. S. 1884.
Retterer, M. Ed., Note sur le développement du pénis et du squelette du gland chez certaines rongeurs. Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances et Mémoires de la Soc. du Biol. Tome IV. 1887.
Riese, H., Die feinsten Nervenfasern und ihre Endigungen im Ovarium der Säugetiere und des Menschen. Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.
Robinson, A., On the Position and peritoneal Relations of the Mammalian Ovary. Journ. of Anat. u. Physiol. 1887, and Studies from the Biological Laboratories of the Owen's College. Vol. II. Manchester 1890.
Roth, M., Über einige Urnierenreste beim Menschen. Festschrift zur Feier des 300jähr. Bestehens der Universität Würzburg. 1882.
Sandes, F. P., The Corpus luteum of Dasyurus viverrinus, with observations on the Growth and Atrophy of the Graafian Follicle. Proc. Linn. Soc. New South-Wales. 1903. Part 2.
Schulin, Zur Morphol. des Ovariums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.
Selenka, E., Studien über Entwickelungsgeschichte der Tiere. 4. Heft. II. Hälfte: Das Opossum. Wiesbaden 1886.
Sellheim, H., Kastration und Knochenwachstum. Beitr. z. Geburtshilfe u. Gynäkologie. II. 1899.
Sobotta, J., Über die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen etc. Anatom. Hefte, herausgeg. v. Merkel und Bonnet. Heft XXVI. (8. Bd. Heft 3.)
— — Über die Entstehung des Corpus luteum der Säugetiere. Ergebnisse d. Antom. u. Entwickelungsgesch. VIII. Bd. 1898 u. XI Bd. 1901. Vergl. auch Sitz.-Ber. d. Phys.-Med. Gesellsch. zu Würzburg. Jahrg. 1904.
Studnička, F. K., Ausführapparat u. Anhangdrüsen der männl. Geschl.-Organe. (Lehrb. d. vergl. mikr. Anat. der Wirbeltiere, herausgeg. v. A. Oppel.) IV. Teil. 1904.
Symington, J., On the Viscera of a Female Chimpanzee. Proceed. Royal Physic. Soc. Edinburgh. Vol. X. 1889—90.
Weber, M., Studien über Säugetiere. II. Teil. Jena 1898. (Handelt unter Berücksichtigung d. grossen Literatur hauptsächlich vom Descensus testiculorum.)
Weber, S., Zur Entwickelungsgesch. d. uropoet. Apparats bei Säugern, mit besonderer

Digitized by Google

Berücksichtigung d. Urniere z. Z. d. Auftretens d. bleibenden Niere. Morph. Arbeit., herausgeg. v. G. Schwalbe. VII. Bd. 3. H. 1897.

Vergl. auch d. Lehrbücher über menschl. Anat. v. Carl Gegenbaur, J. Henle, A. Rauber, W. Krause und Toldt (Gewebelehre), ebenso die verschied. Lehrbücher über Anatomie der Haussäugetiere.

Rauther, M., Über den Genitalapparat einiger Nager und Insektivoren insbesondere die accessorischen Genitaldrüsen derselben. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XXXVII. 1903.

— — Bemerkungen über den Genitalapparat und die Analdrüsen der Chiropteren. Anat. Anz. XXIII. Bd. 1903.

Rautmann, H., Zur Anatom. u. Morphol. der Glandula vestibularis major (Bartholini) bei den Säugetieren. Archiv für Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. LXIII. 1904.

Rieländer, A., Das Paroophoron. (Vergl. anat. u. pathol.-anatom. Studie.) Habilitat.-Schrift. Marburg 1904.

Eihäute, Placenta etc.

Bonnet, R., Die Uterinmilch und ihre Bedeutung für die Frucht. Stuttgart 1882.

— — Embryotrophe. Deutsche Med. Wochenschr. Jahrg. 1899. Nr. 5.

— — Weitere Mitteilungen über Embryotrophe. Ebendaselbst. Jahrg. 1902. Nr. 30. (Vergl. Bonnet und Kolster in Anat. Anz. XXI. Bd. 1902, Ergänzungsheft).

— — Beitr. z. Embryol. d. Hundes. 2. Fortsetzg. Anat. Hefte. I. Abt. LXIV/LXV. H. (XX. Bd.) 1902.

— — Über Syncytien, Plasmodien und Symplasma in der Placenta der Säugetiere und des Menschen. Monatsschr. f. Geburtshilfe u. Gynäkologie. Bd. XVIII. H. 1. 1903.

Bumm, E. Ueber die Entwicklung des mütterlichen Kreislaufes in der menschl. Placenta. Arch. f. Gynäkol. Bd. XLIII. H. 2. 1892.

— — Ueber die Entwicklung des mütterlichen Blutkreislaufes in der menschl. Placenta. Arch. f. Gynäkol. Bd. LXIII. H. 2.

Duval, M., Le Placenta des Rongeurs. Paris 1889—93.

Fleischmann, A., Der einheitliche Plan der Placentarbildung bei Nagetieren. Sitz.-Bericht der K. Preuss. Akad. d. W. zu Berlin. XXVI. 1892. Vergl. auch „Embryol. Untersuchungen" II. 1—3. Wiesbaden 1889—93.

— — Embryol. Untersuchungen. III. Heft. Die Morphol. der Placenta bei Nagern und Raubtieren. Wiesbaden 1893.

Frankl, O., Beitr. zur Lehre vom Descensus testiculorum. Sitz.-Ber. der K. Akad. der Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CIX. Abt. III. April 1900.

Frommel, R., Ueber d. Entwicklung d. Placenta von Myotus murinus. Wiesbaden 1888.

Giacomini, E., Nuovo contributo alla migliore conoscenza dell' annessi fetali nei Rettili. Recezione del Sacco vitellino e dell' allantoide nella cavità abdominale. Monitore zool. ital. Firenze. Anno IV, No. 7, 31. Agosto.

Godet, R., Rech. sur la structure intime du Placenta du Lapin. Inaug.-Diss. Bern 1877.

Henricius, G., Über die Entwicklung und Structur der Placenta beim Hunde. Arch. f. mikr. Anat. XXXIII. Bd. 1889.

Hill, Jas. P., The Placentation of Perameles. (Contrib. to the Embryology of the Marsupialia I.) Quart. Journ. Microscop. Science, Vol. 40. P. 3. No. 5. 1898.

Hofmeier, M., Beiträge zur Anat. und Entwickelung der menschl. Placenta. Zeitschr. f. Geburtshilfe u. Gynäkol. Bd. XXX. H. 3.

Hubrecht, A. A. W., The Placentation of Erinaceus europaeus etc. Quart. Journ. Mic. Science. Vol. XXX. 1889.

— — The Placentation of the Shrew (Sorex vulgaris). Ebendaselbst Vol. XXXV. 1893.

— — Spolia Nemoris. (Umfasst Halbaffen und Edentaten.) Ebendaselbst Vol. XXXVI. 1894.

— — Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes. Verhandl. der Koninkl. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. II Sectie. Dl. IV, No. 5. 1895.

— — The Descent of the Primates (vergl. das Literaturverzeichnis der Monographien etc. [Abt. Säugetiere]).

Keibel, Fr., Zur Entwickelungsgeschichte der menschlichen Placenta. Anat. Anz. 1889. Nr. 17.

Kollmann, J. Über die Entwickelung der Placenta bei den Makaken. Anat. Anz. XVII. Bd. 1900.

Kolster, R., Die Embryotrophe placentaler Säuger mit Berücksichtigung der Stute. Anat. Hefte I. Abt. LIX. Heft. (18. Bd. H. 2) 1902.

Digitized by Google

Kolster, R., Zur Kenntnis der Embryotrophe beim Vorhandensein einer Decidua capsularis. Anat. Hefte. I. Abt. Arbeiten aus anat. Instituten. 68. Heft. (22. Bd., H. 1) 1903.
— — Weitere Beitr. zur Kenntnis der Embryotrophe bei Indeciduaten. Ebendaselbst. LXIV/LXV. H. (XX. Bd.) 1902.
Langhans, Th., Untersuchung über die menschliche Placenta. Arch. f. Anat. u. Phys. 1887.
Maximow, A., Zur Kentnis des feineren Baues der Kaninchenplacenta. Archiv für mikr. Anat. und Entwickelungsgeschichte. LI. Bd. 1897.
Miller jr., Gerrit S., On the Introitus vaginae of certain muridae. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. XXVI.
Minot, Charles Sedgwick, Uterus und Embryo. I. Rabbit; II. Man. Journ. of Morphol. Vol. II. 1889. (Enthält ein umfassendes Literaturverzeichnis über die Eihäute der Säuger.)
— — Die Placenta des Kaninchens. Biolog. Centralbl. X. Bd. 1890.
— — A theory of the structure of the placenta. Anat. Anz. VI. Jahrg. No. 5. 1891.
— — Uterus and Embryo. Journ. of Morphol. 1889.
Osborn, H. F., The Foetales Membranes of the Marsupials. Journ. of Morphol. Vol. I. 1887.
Popoff, D., Die Dottersack-Gefässe des Huhnes. Wiesbaden 1894.
Robinson, A., The nutritive Importance of the Yolk Sac. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXVI. 1892.
— — Observations upon the Development of the Segmentation cavity, the Archenteron, the Germinal Layers and the Amnion in Mammals. Quart. Journal Microscop. Sc. Vol. XXXIII.
Selenka, E., Zur Entstehung der Placenta des Menschen. Biolog. Centralbl. X. Bd. Nr. 24. 1891.
— — Atypische Placentationen eines altweltlichen Schwanzaffen. Annal. du Jardin Botanique de Buitenzorg Suppl. II. pag. 85—88.
Semon, R., Entstehung und Bedeutung der embryonalen Hüllen und Anhangsorgane der Wirbeltiere. Compte rendu des séances du troisième Congrès international de Zool. Leyde. 16—21 Septbre. 1895.
Steinach, E., Untersuchung zur vergl. Physiologie der männl. Geschlechtsorgane. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 56. 1894.
Strahl, H., Vergl. dessen zahlreiche Arbeiten über Placenta im Archiv f. Anat. und Physiol., sowie in den Marburger Sitz.-Ber. vom Jahr 1888 an.
— — Der Uterns post partum. I. Anat. Hefte, herausg. von Merkel und Bonnet. I. Abt. 3. Bd. H. 3. 1894.
— — Der puerperale Uterus der Hündin. Ebendaselbst I. Abt. 5 Bd. H. 3. 1895.
— — Der Uterus gravidus von Galago agisymbanus. Abhdlg. d. Senckenb. Gesellsch. Bd. XXVI. H. 1. 1899. (Voeltzkow, Wissensch. Ergeb. d. Reisen i. Madagaskar. u. Ostafrika i. d. Jahren 1889—95, Bd. II.)
— — Beitr. z. vergl. Anatomie der Placenta. Abhdlg. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. XXVII. H. III. 1904.
Tafani, Sulle condizioni uteroplacentari della vita fetale. Firenze 1886.
Turner, Observations on the structure of the human placenta. Journ. of Anatom. and Physiol. Vol. VII. 1873.
— — Some general observations on the placenta with special reference on the theory of evolution. Ebendaselbst. Vol. XI. 1877.
— — Lectures on the anatomy of the placenta. Edinburgh. 1876. (In diesen Arbeiten Turner's und Tafani's steht die wichtigste ältere Literatur über die Placenta verzeichnet.)
Waldeyer, W., Bemerkungen über den Bau der Menschen- und Affenplacenta. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.
— — Ueber den Placentarkreislauf des Menschen. Sitz.-Ber. d. Preuss. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin. VI. 1887.
Wiedersheim, R., Beitr. zur Entwickelungsgeschichte von Salamandra atra. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.

Nebennieren.

Aichel, O, Vergl. Entwickel.-Geschichte und Stammesgeschichte der Nebennieren. Über ein neues normales Organ des Menschen u. d. Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LVI. Bd. 1900.
(Enth. u. a. ein reiches Literaturverzeichnis.)

Digitized by Google

Alexander, C., Untersuchung über die Nebenniere und ihre Beziehungen zum Nervensystem. Ziegler's Beitr. d. pathol. Anat. u. allgem. Pathol. Bd. XI. Heft 1. 1891. S. 145—197.

Brann, M., Über den Bau u. die Entwickelung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten d. zool. Instituts zu Würzburg. Bd. V.

Brunn, A. von, Ein Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Entwickelungsgeschichte der Nebennieren. Arch. f. mikr. Anat. VIII. Bd. 1872.

Ciaccio, C., Ricerche sui processi discrezione cellulare nelle capsule surrenali dei vertebrati. Anat. Anz. XXIII. Bd. 1903.

Collinge, W. E., and Vincent Swale, On the so-called Suprarenal Bodies in Cyclostoma. Anat. Anz. Bd. XII. 1896.

Diamare, V., J corpusculi surrenali di Stannius ed i corpi del cavo abdominale dei teleostei. Boll. Soc. di naturalisti in Napoli. Vol. IX. Anno IX. 1895.

— — Ricerche intorno all' organo surrenale degli Elasmobranchi ed ai corpuscoli di Stannius dei Teleostei. Contribulo alla morfologia delle capsule surrenali. Mem. di mat. e difis. della Società Italiana della scienze. S. 3. T. 10.

Dostoiewsky, A., Ein Beitrag zur mikr. Anatomie der Nebennieren bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.

Félicine, L., Über die Beziehungen zwischen dem Blutgefässsystem und den Zellen der Nebenniere. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LXIII. 1903. (Vergl. auch Anat. Anz. 22. Bd. 1902.

Flint, J. M., Reticulum of the Adrenal. Anat. Anz. XVI. Bd. 1899.

— — The Blood-Vessels, Angiogenesis, Organogenesis, Reticulum and Histology of the Adrenal. Vol. IX. John Hopkins Hosp. Reports. 1900.

Giacomini, E., Brevi osservazioni intorno alla minuta Struttura del corpo interrenale e dei corpi soprarenali dei Selaci. Atti della R. Accad. dei Fisiocritici. Ser. IV. Vol. X. 1898.

— — Sulle Terminazioni Nervose nelle capsule Surrenali degli uccelli. Adunanza 24. Novbre. 1897 della R. Accad. d. Fisiocritici.

— — Sopra la fine Struttura delle Capsule surrenali degli Anfibi. Ebendaselbst. (30. Giugno 1897).

— — Contribnto alla conoscenza delle capsule surrenali nei Ciclostomi. Capsule surrenali dei Petromizonti. Monitore zool. Ital. Anno XIII. 1902.

— — Sulla esistenza della sostanza midollare nelle capsule surrenali dei Teleostei. Ebendaselbst.

— — Sopra la fine struttnra delle capsule surrenali degli Anfibi e sopra i nidi cellulari del simpatico di questi vertebrati. Siena 1902.

— — Contrib. alla conoscenza delle capsule surrenali dei Ganoidei ect. Monit. Zool. Ital. Anno XV. 1904.

— — Contributo alla conoscenza delle capsule surrenali dei Cielostomi. Sulle capsule surrenali dei Missinoidi. Rendic. Sessioni R. Accad. d. Scienze dell' Istituto di Bologna. Anno accad. 1903/04.

— — Contributo alla conoscenza del sistema delle capsule surrenali dei Teleostei. Sulla sostanza midollare (organi soprarenali o tessuto chromaffine) di Amiurus catus L. Rendic. delle sessioni della R. Accad. d. Scienze dell' Istitnto di Bologna. Anno accad. 1904—1905.

Gottschau, M., Über Nebennieren der Säugetiere, speziell über die des Menschen. Sitz.-Ber. d. Würzb. phys.-med. Gesellsch. 1882.

— — Über die Nebennieren der Säugetiere. Biol. Centralbl. III. Bd. 1883. Nr. 18.

— — Structur nnd embryonale Entwickelung der Nebennieren bei Säugetieren. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1883.

Grynfeltt, E., Rech. anat. et histol. sur les organes surrénaux des Plagiostomes. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. T. 38. 1903.

Hultgren, E. O., und Anderson, O. A., Studien zur Physiologie und Anatomie der Nebennieren. Von der Schwed. Gesellschaft der Ärzte gekrönte Preisschrift. Leipzig 1899.

Huot, M. E., Sur les capsules surrénales, les reins, le tissu lymphoide des Poissons lophobranches. Compt. Rend. de l'Acad. des sciences. Paris 1897. T. 124.

Janosik, Bemerkungen über die Entwickelung der Nebennieren. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.

Inaba, Masamaro, Notes on the Development of the Suprarenal Bodies in the Mouse Journ. Coll. of Science Imper. Univ. Japan. Vol. IV. 1891.

Kohn, A., Über die Nebennieren. Prager medizin. Wochenschr. XXIII. Nr. 17. 1898. (Vergl. auch: Anat. Anz. XV. Bd. Nr. 21. 1899.)

— — Die Nebennieren der Selachier nebst Beiträgen zur Kenntnis der Morphologie

Digitized by Google

der Wirbeltiernebenniere im allgemeinen. Archiv für mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LIII. Bd. 1898. (Vergl. auch die beim periph. Nervensystem aufgef. Arbeiten.)
Kose, W., Über das Vorkommen „chromaffiner Zellen" im Sympathikus des Menschen und der Säugetiere. Sitz.-Ber. d. deutsch. — naturw.-medizin. — Vereines für Böhmen „Lotos" 1898. Nr. 6.
— — Über das Vorkommen einer „Carotisdrüse" und das „chromaffine Gewebe" bei Vögeln. Anat. Anz. Bd. 22 u. 25. 1902, 1904.
Mihalcovics, von, Entwickel. d. Harn- u. Geschlechtsapparates der Amnioten. III. Abteilung (Die Geschlechtsdrüsen). Internat. Monatsschrift für Anat. und Histologie. Bd. II. 1885.
Mitsukuri, On the Development of the Suprarenal Bodies in Mammalia. Journ. of Microsc. Science London. New Series. 1882.
Moore, B., and Vincent Swale, The Comparative Chemistry of the Suprarenal Capsules. Proc. Royal Soc. London. Vol. 62. Decembre 16. 1897.
— — and — — Further Observations upon the Comparative Chemistry of the Suprarenal Capsules with Remarks upon the Non-Existence of Suprarenal Medulla in Teleostean Fishes. Ebendaselbst. Vol. 62. January 27. 1898.
Parker, T. J., On some Embryos of Callorhynchus antarcticus. Nature. Vol. XXIX. 1883.
— — Note on the Fetal Membranes of Mustelus antarcticus etc. Trans. New Zeal. Inst. Vol. XXII. 1889.
Petit, A., Recherches sur les capsules surrénales. Thèses présentées à la faculté des sciences de Paris etc. Paris 1896. (Enthält ein sehr grosses Literaturverzeichnis.)
Poll, H., Allgemeines zur Entwick.-Geschichte der Nebenniere. Anat. Anz. Bd. XXV. 1904.
Pfaundler, M., Zur Anatomie der Nebenniere. Sitz.-Ber. K. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. CI. Abt. III. 1892. (Enthält auch viele Literaturquellen.)
Räuber, Zur feineren Struktur der Nebennieren. Inaug.-Diss. Berlin 1881.
Roud, A., Contrib. à l'étude du développement de la Capsule surrénale de la souris. Bull. Soc. vaudoise d. Scienc. nat. Vol. XXXVIII. No. 145. 1903.
Soulié, Rech. snr le développement des capsules surrénales chez les vertébrés supérieurs. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 1904, et Thèse de Paris, 1904.
Srdinko, O. V., Bau und Entwickelung der Nebenniere bei Anuren. Anatom. Anzeiger XVIII. Bd. 1900.
— — Beitr. z. Kenntn. der Nebenniere der Knochenfische. Über Bau u. Entwickel. der Stannius'schen Körperchen der Lophobranchier. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LXII. Bd. 1903.
Stilling, H., Zur Anatomie der Nebennieren. Virchow's Arch. CIX. 1887. Vergl. auch: Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. LIII. Bd. 1898.
Vincent, Swale, The Suprarenal Capsules in the Lower Vertebrates. Proc. Birmingh. Nat. History and Philosoph. Society 1896. Vol. X. Part. 1. Vergl. auch: Anat. Anz. XIII. Bd. 1897.
— — Contribution to the Comparative Anat. and Histology of the Suprarenal Capsules. The suprarenal Bodies in Fishes and their Relation to the so-called Head-Kidney. Transact. Zool. Soc. London. Vol. XIV. Part. III. 1897.
— — The Comparative Anatomy of the Suprarenal Capsules. Proc. Royal Soc. London. Vol. 61. 1897.
— — Some Points in Connection with the Comparative Physiology of the Suprarenal Capsules. Proc. Physiol. Soc. London. 1897.
— — On the Suprarenal Capsules and the Lymphoid Tissue of Teleostean Fishes. Anat. Anz. XIV. Bd. 1897.
— — Further Observations upon the compar. Physiol. of the Suprarenal Capsules. Proc. Royal Soc. London. Vol. 62. 1897.
— — Further Observations upon the general physiol. effects of Extracts of the suprarenal Capsules. Journ. of Physiol. Vol. XXII. 1898.
— — The Carotid Gland of Mammalia and its Relation to the Suprarenal Capsule, with Remarks upon Internal Secretion, and the Phylogeny of the Latter Organ. Anat. Anz. XVIII. Bd. 1900.
— — A Discussion of some points in connection with the suprarenal glands — cortical and medullary. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXVIII. 1903. (Enth. u. a. eine umfassende Literatur-Übersicht.)
Weldon, W., On the Head Kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the Suprarenal Bodies. Stud. from the Morphol. Laboratory in the Univ. of Cambridge. Vol. II. Part. 1884.

Digitized by Google

Weldon, W., On the suprarenal Bodies of Vertebrata. Quart. Journ. of Microsc. Science for N. S. Vol. 24, 25. 1884, 1885.

Wiesel, J., Über Kompensations-Hypertrophie der accessorischen Nebennieren bei der Ratte. Centralbl. für Physiol. vom 4. Febr. 1899. Heft 23.

— — Über die Entwickelung der Nebenniere des Schweines. Anat. Hefte. I. Abt. H. 50. (XVI. Bd. H. 1).

Zander, R., Über funktionelle und genetische Beziehungen der Nebennieren zu andern Organen, speziell zum Grosshirn. Beitr. z. pathol. Anatomie und zur allgem. Pathol., herausg. von Prof. E. Ziegler. Bd. VII. 1890. (Enthält ein ausführliches Literaturverzeichnis über die Nebenniere.)

Digitized by Google

Sachregister.

Seite

Abdominalporen 501
Allantois . . . 10, 562, 565, 591, 595
Appendices pyloricae 420
Arteriensystem 533
Atmungsorgane 442
Atmungsorgane im allgemeinen und Entwickelung der 442
Auge 332
Augenmuskelnerven 282
Augenmuskeln 212, 351
Augenlider 351
Augendrüsen 354

Basipterygium 173
Bauchspeicheldrüse 435
Bauchfell 500
Beckengürtel 160
Beckengürtel der Fische 161
Beckengürtel der Dipnoi und Amphibien . . . . . 161—162
Beckengürtel der Urodelen 162
„ „ Anuren 165
„ „ Reptilien . . . 165
„ „ Dinosaurier u. Vögel 169—170
„ „ Säuger 170
Befruchtung 3
Begattungsorgane 627
Begattungsorgane der Fische . . . 627
„ „ Amphibien . . 629
„ „ Reptilien . . . 631
„ „ Vögel 632
„ „ Säuger . . . 633
Blastoporus 6
Blastula 4
Blinddarm 424, 429
Blut, Formelemente des 508
Branchiostegalstrahlen 98, 103
Bronchien . . . . . 460—496
Brustbein 75
Brustgürtel 152
Bulbus arteriosus 511
Bursa Fabricii 424

Seite

Canalis inguinalis und Canalis vaginalis 623
Cavum thoracis und Pleura 500
Cerebrum 230
Chorda dorsalis (Rückensaite) . 10, 48—50
Chorioidea 335
Coecum 424, 429
Coelom und Pori abdominalis . 500—504
Conus arteriosus 511
Coracoid . . . . . 152—159
Cornea 336
Cranium 81

Darmkanal, im allgemeinen und Entwickelung des 383
Darmkanal und seine Anhänge . . . 383
Darmkanal, Anhangsorgane des . . . 432
Darmschleimhaut, Histologie der . . 429
Descensus testiculi . . . . . 622—625
Diaphragma 209
Dottersack 9, 559, 564
Ductus Botalli 524
Ductus Cuvieri 512
Ductus endo- und perilymphaticus 358—359, 363, 366, 370
Ductus thoracicus 554
Ductus venosus (Arantii) . . . 550—552

Ei, Entwickelung, Furchung etc. des 2—11
Eizahn 395
Elektrische Organe 216
Endknospen (Geschmacksorgane) . . 304
Epidermis 14
Epidermisbildungen 14
Episternum (Omosternum) 78
Ernährung, Organe der 383
Extremitäten (freie) 173
Extremitäten, unpaare . . . . 148—149
Extremitäten, paarige 149
Extremitäten, Entstehung der . 148—152
Extremitäten, der Fische 152, 160, 173—178
„ „ Dipnoër 152, 161, 175

Digitized by Google

	Seite
Extremitäten, der Selachier	152, 161, 173
„ „ Ganoiden	152, 161, 177
„ „ Teleostier	152, 178
„ „ Amphibien im allgemeinen	154
„ „ Urodelen	154, 155, 162, 180
„ „ Anuren	154, 165, 181
„ „ Reptilien	155, 165, 182
„ „ Vögel	158, 170, 186
„ „ Säuger	159, 170, 189
Federn, Entwickelung der	22—26
Fettdrüse (Winterschlafdrüse)	556
Flossen, unpaare	148
Flossen, paarige	149
Furchung, Verlauf der	4—8
Gallenblase	432—435
Gartner'scher Gang	621
Gastrula	5
Gebiss	389—397
Gefässsystem	507—553
Gefässe, Bau der	507
Gehirn	230
„ Entwickelung des	230—239
Gehirn- und Rückenmarkshäute	222
Gehirn der Fische	239
„ „ Acranier (Amphioxus)	239
„ „ Cyklostomen	240
„ „ Selachier	245
„ „ Teleostier	248
„ „ Ganoiden	247
„ „ Dipnoër	252
„ „ Amphibien	253
„ „ Reptilien	255
„ „ Vögel	261
„ „ Säuger	263
„ „ fossilen Säuger	270
Gehirnnerven	276
Gehirnnerven im allgemeinen	276
N. olfactorius	276
P. opticus	276
Augenmuskelnerven (N. oculomotorius, trochlearis und abducens)	282
N. trigeminus	283
N. facialis und acusticus	285
Glossopharyngeus und Vagus	289
N. accessorius Will.	291
N. hypoglossus und spino-occipitale Nerven	292
Gehirnnerven, ihre Bedeutung für die Metamerie des Schädels	280—281
Gehörorgan	357
Gehörganen im allgemeinen und Entwickelung des	357
Gehörorgan der Fische u. Dipnoër	363
„ „ Amphibien	365
„ „ Reptilien u. Vögel	367
„ „ Säuger	371
Beziehungen des Gehörorgans zur Schwimmblase der Fische	365
Gehörknöchelchen	142—144
Geruchsorgan	310
Geruchsorgan im allgemeinen und Entwickelung des	310
Geruchsorgan der Fische	312
„ „ Cyklostomen	312—313
„ „ Selachier	313
„ „ Ganoiden	313
„ „ Teleostier	313—315
„ „ Dipnoër	316
„ „ Amphibien	316
„ „ Reptilien	319
„ „ Vögel	321
„ „ Säuger	321
Geschlechtsdrüsen (Eierstock, Hoden)	580—581
Geschlechtsdrüsen, accessorische, der Fische	628
Geschlechtsdrüsen, accessorische, der Amphibien	629
Geschlechtsdrüsen, accessorische, der Reptilien	631
Geschlechtsdrüsen, accessorische, der Säugetiere	641
Geschlechtsgänge	578—579
Geschlechtsprodukte, Entwickl. d.	579—582
Geschlechtsorgane (spezielle Betrachtung der)	597
Geschlechtsorgane der Fische und Dipnoër	597—607
Geschlechtsorgane d. Amphibien	608
„ „ Reptilien und Vögel	612
„ „ Säuger	615
„ „ Monotremen und Marsupialer	615—619
„ „ übrig. Säuger	619—627
Geschlechtsorgane, äussere	627
Geschmacksorgane	304
Glandula thymus	415
„ thyreoidea	413
Gliedmassenskelett	148
Haare, Bau und Entwickelung der	26—30
Harder'sche Drüse	354
Harnblase	586, 591, 595, 597
Harnorgane	582
„ der Fische und Dipnoër	582—588
„ des Amphioxus	582
„ der Cyklostomen	582—585
„ „ Teleostier	585—586
„ „ Selachier	586—587
„ „ Ganoiden	587—588
„ „ Dipnoër	588—589
„ „ Amphibien	589—593
„ „ Gymnophionen	589—593
„ „ Urodelen	589—593
„ „ Anuren	589—593
„ „ Reptilien und Vögel	593—596
„ „ Säuger	596—597
Haut und Hautdrüsen	14—39
Hautmuskulatur	198

Digitized by Google

	Seite
Hautsinn	300
Hautskelett (Exoskelett)	39
Hautskelett der Fische und Dipnoër	41
„ „ Amphibien	42
„ „ Reptilien	42
„ „ Säugetiere	42
Herz und seine Gefässe	516
Herz der Fische	516
„ „ Dipnoër	518
„ „ Amphibien	520
„ „ Reptilien	525
„ „ Vögel und Säuger	529
Hirnnerven	276
Hirnschädel (Cranium)	85
Hoden	58
Hodensack	622—625
Hymen	620—621
Hyomandibulare (im allgemeinen)	90, 96, 98, 103
Integument	14—39
Integument der Fische und Dipnoi	14
„ „ Amphibien	17
„ „ Reptilien	20
„ „ Vögel	22
„ „ Säuger	26
Kardinalvenen	541
Karpus	180—189
Kehlkopf (Luftwege)	460—476
Keimblätter, Begriff u Entstehung d.	4—5
Keimblätter (ihre Derivate)	5—6
Kiemen	443—451
Kiemen im allgemeinen und Entwickelung der	443
Kiemen der Fische	444
„ „ Dipnoër	450
„ „ Amphibien	451
Kiemenbogen im allgemeinen	89
Kiemenbogen der Akranier	93
„ „ Selachier und Chimären	97
„ „ Ganoiden	97
„ „ Dipnoër	105
„ „ Teleostier	103
„ „ Cyklostomen	93
„ „ Amphibien	111
„ „ Reptilien	127
„ „ Vögel	130
Kiemenbogen der Säuger	142—145
Kiemendeckel (Operkularapparat) der Chimären	97
Kiemendeckel der Ganoiden	98
„ „ Dipnoër	105
„ „ Teleostier	103
Kiemenhautstrahlen	97, 98
Kloake	422, 429, 577, 597
Kolbenkörperchen	309
Kopfskelett (Schädel)	81
Kopulationsorgane	627
Kotyledonen	565—567
Kreislaufsorgane	507
Kreislaufsorgane, Entwickelung der (Herz und Gefässe)	516
Kreislauf, fetaler	512, 516
Kreislaufsorgane, Histologie der	507—509
Kutis (Corium)	14
Labyrinth, häutiges	357—362
Labyrinth, knöchernes	359
Lamina spiralis ossea et membranacea	375
Larynx	460—476
Leber	432
Leberpfortader-Kreislauf	541—552
Leibeshöhle	10, 501
Linse	334
Luftsäcke der Vögel	492—496
Luftwege im allgemeinen	460
Luftwege der Fische, Dipnoër und Amphibien	461—466
Luftwege der Reptilien	470
„ „ Vögel	472
„ „ Säuger	476
Lungen	457
Lungen der Dipnoër	482
„ „ Amphibien	482
„ „ Reptilien	486
„ „ Vögel, Lungen u. Luftsäcke der	492
„ „ Säuger	496
Lymphgefäss-System	553
Lymphdrüsen	556
Lymphherzen	553
Magen	417—429
Marsupium	34, 621
Meckel'scher Knorpel im allgemeinen	89
Mesenterium	500
Medulla spinalis (Rückenmark)	227
Meibom'sche Drüsen	354
Milchdrüsen, Entwickelung und Bau der	32
Milchdrüsen, überzählige	37
Milz	557
Morula	4
Müller'scher Gang	578—579
Munddarm	388
Mundhöhle, Eingang zur	388—389
„ Organe der	389—412
„ Drüsen der	404—408
Mundhöhlendrüsen im allgemeinen und Entwickelung der	404
Mundhöhlendrüsen der Amphibien	405
„ „ Reptilien	405
„ „ Vögel	407
„ „ Säuger	408
Muskeln des Stammes im allgemeinen	202
„ „ der Fische und Dipnoër	202
„ „ der Amphibien	203
„ „ „ Reptilien	205
„ „ „ Vögel	206
„ „ „ Säuger	207
Muskeln des Viszeralskeletts der Fische	212
„ „ der Amphibien	214
Muskeln des Viszeralskelettes der Amnioten	215

Digitized by Google

	Seite
Muskeln, mimische, bezw. Hautmuskeln	198
Muskeln der Extremitäten	210
Musculus diaphragmaticus	209
Nebenaugen	16
Nebennieren	645—656
Nervenröhre (Medullarrohr)	221—222
Nervensystem	220
Nervensystem im allgemeinen	220
Nervensystem, peripheres	271
Nervensystem, zentrales	221
Nervus, olfactorius, opticus etc.	276
Nervus sympathicus	294
Nervenhügel und ihre verschiedenen Modifikationen (Seitenlinie)	300
Netzhaut	349
Nickhaut	354
Niere	571—576
Niere, Entwickelung der	571
Nierenpfortader-Kreislauf	545, 546, 548
Ösophagus	417
Ohr	357
Ohr, äusseres	375
Ohrmuschel	375
Ohrmuskeln	377
Organe des Harn- und Geschlechtssystems	571
Organon vomero-nasale (Jacobson'sches Organ)	329
Ossa (die verschiedenen)	39, 40, 91, 92
Otolithen	361
Ovarien	379
Pacini'sche Körperchen	309
Palato-Quadratum (im allgemeinen)	89
Pankreas	435
Parachordal-Elemente	85
Paukenhöhle	362
Perilymphe	35
Peritoneum	500
Placenta (Gefässe und Entwickelung der), Beziehungen zwischen Mutter und Frucht	559
Pori abdominales und genitales	501
Processus vermiformis	429
Rektum	417—424
Respirationsorgane	442
Rete mirabile	552
Retina	349
Rippen (Entwickelung der)	67
„ der Fische und Dipnoër	67
„ „ Amphibien	69
„ „ Reptilien, Vögel, Säuger	72—74
Rippen, wahre und falsche	74
Rückblick über das Integument	37
„ „ das Hautskelett	46
„ „ die Wirbelsäule	65
„ „ die Rippen und das Brustbein	80
„ „ den Schädel	145
„ „ das Gliedmassenskelett	194
„ „ das Muskelsystem	216
Rückblick über das Nervensystem	296
„ „ die Sinnesorgane	378
„ „ die Organe der Ernährung	438
„ „ die Atmungs-Organe	504
„ „ die Organe des Kreislaufs	567
„ „ die Organe des Harn- und Geschlechtssystems	653
Rückenmark	227
„ Entwickelung des	227
„ Häute des	222
Rückenmarksnerven	274
Rückensaite (Chorda dorsalis)	10, 48—50
Samenzellen (Spermatosomen)	581
Schädel	81
„ Entwickelung	81—88
„ knöcherner	91—93
„ viszeraler	88
„ Wirbeltheorie des	82
„ der Fische	93
„ „ Selachier u. Chimären	95—97
„ „ Ganoiden	97—100
„ „ Dipnoër	103—105
„ „ Teleostier	100—103
„ „ Cyklostomen	93—95
„ „ Amphibien	106—117
„ „ Urodelen	106—111
„ „ Gymnophionen	111—113
„ „ Anuren	114—117
„ „ Reptilien	117—127
„ „ Vögel	127—130
„ „ Säuger	130—145
Schädelbalken	85
Schädelregionen	86—88
Schallleitender Apparat	107, 122—123, 129, 142—143
Schilddrüse (Gl. thyreoidea)	413
Schlund (Vorderdarm)	417
Schnecke der Säuger	372—375
Schultergürtel	152
Schultergürtel der Fische	152
„ „ Amphibien	154
„ „ Reptilien	155
„ „ Vögel	158
„ „ Säuger	159
Schuppen der Fische und Dipnoi	41
„ „ Amphibien	42
„ „ Reptilien	42
Schwimmblase und Lungen (im allgemeinen)	455
Schwimmblase, Entwickelung der	455—457
Sehorgan	332
Sehorgan im allgem. und Entwickelung des	332
Sehorgan der Fische	338
„ „ Amphioxus	338
„ „ Cyklostomen	339
„ „ Selachier, Ganoiden und Teleostier	339—344
„ „ Amphibien	344—345

Digitized by Google

	Seite
Sehorgan der Reptilien und Vögel	345—348
„ „ Säuger	348—351
Sehorgan, Hilfsorgane des	351—357
Seitenlinie	300—304
Sinnesorgane	299—378
„ im allgem.	299
„ der Haut	300—309
Hautsinnesorgane der Fische und Amphibien	300—304
„ der Reptilien, Vögel und Säuger	304—309
Skelett	39—194
„ Haut	39—42
„ inneres	48—194
Somiten	8
Spinalnerven	274
Spino-ocipitale Nerven	292
Spiralklappe (des Darmes)	417
Spritzloch (Spiraculum)	96
Stäbchenzellen (Endknospen)	300
Sternum	75
„ der Amphibien	75—77
„ „ Reptilien	77
„ „ Vögel	77
„ „ Säuger	77
„ „ Sympathikus, Entwickelung des	294
Symplecticum (im allgemeinen)	99—103
Tarsus	180—189
Tastzellen und Tastkörperchen	306
Thymus	415
Thyroidea	413
Tonsillen	559
Trachea	460—496
Tränendrüsen	354
Tränennasengang	318
Trommelfell	362, 367, 370, 371
Tuba auditus (Eustachische Röhre)	362
Urachus	597
Ureter	576
Urmund	6
Urnierengang (primärer) u. Urniere	574—576
Urogenitalapparat	571—633
„ Entwickel. des	571—581
Urwirbel (Somiten)	8
Uterus (allgemeines)	578
Uterus masculinus	643
Vater'sche Körperchen	309
Venensystem	540—548
Venensystem, Entwickelung des	540
Venae subintestinales	540
„ cardinales	541
„ caudales	541
„ cava inferior	544
„ omphalo-mesentericae	540
Vena portae	545
Venensystem der Fische	540
„ „ Dipnoi	544
„ „ Amphibien	545
„ „ Amnioten	548
Vesica fellea	432
„ urinaria	586, 591, 595, 597
Viszeralröhre	10
Viszeralskelett (Kiemenbogen)	88
Vorderdarm	417
Vorniere (Pronephros)	572
Vornierengang	572
Winterschlafdrüse	556
Wirbelrohr (Metamerie des Wirbeltierkörpers)	8—10
Wirbelsäule	48—62
„ der Fische und Dipnoi	50
„ „ Amphibien	54
„ „ Reptilien	58
„ „ Vögel	60
„ „ Säuger	62
Wirbeltiere, palaeontol. Entwickel. der	13
Wirbeltierkörper, Einteilung des	12
Wolff'scher Gang	574
Wundernetze	552
Wurmfortsatz	429
Zähne	389—397
„ im allgem. u. Entwickel. der	389
„ der Fische, Dipnoi und Amphibien	391
„ der Reptilien und fossilen Vögel	394
„ der Säuger	397
Zentralnervensystem	221—263
Zoologisches System	12
Zunge	408
Zwerchfell	209

Über den am Schlusse jedes Kapitels angefügten „Rückblick" vergl. im vorstehenden Verzeichnis bei R.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

THIS BOOK IS DUE ON THE LAST DATE STAMPED BELOW

AN INITIAL FINE OF 25 CENTS

WILL BE ASSESSED FOR FAILURE TO RETURN THIS BOOK ON THE DATE DUE. THE PENALTY WILL INCREASE TO 50 CENTS ON THE FOURTH DAY AND TO $1.00 ON THE SEVENTH DAY OVERDUE.

BIOLOGY LIBRARY

SEP 18 1934

15 1935

MAR 12 1941

SEP 4 1941

JAN 16 1959

LD 21-5m-7,'33

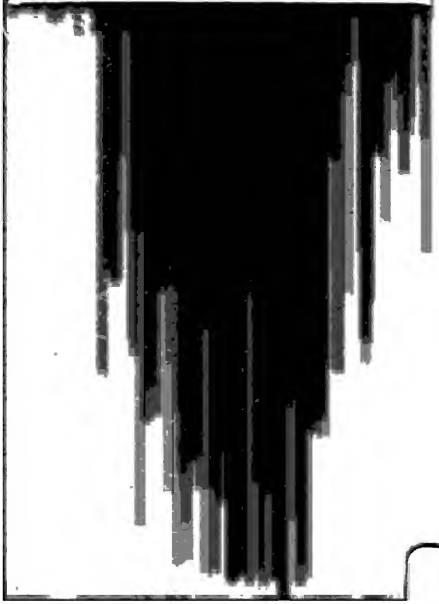
YD060790

164441

QL304
.47

BIOLOGY
LIBRARY
G

THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY



Digitized by Google